

FLORA

ODER ALLGEMEINE
BOTANISCHE ZEITUNG

HERAUSGEGEBEN VON
DR. O. RENNER
PROFESSOR AN DER UNIVERSITÄT JENA

NEUE FOLGE. 36. BAND
DER GANZEN REIHE 136. BAND

ERSTES HEFT

MIT 63 ABBILDUNGEN IM TEXT UND 1 TAFEL

Nachlass von Prof. N. Malt



JENA
VERLAG VON GUSTAV FISCHER
1942

Flora. N. F. Band 36

Heft I

S. 1-116, Jena, 20. 10. 1942

Inhaltsverzeichnis.

	Seite
GEITLER, LOTHAR, Morphologie, Entwicklungsgeschichte und Systematik neuer bemerkenswerter atnophytischer Algen aus Wien. Mit 13 Abbildungen im Text	1— 29
BAUER, LEOPOLD, Untersuchungen zur Entwicklungsgeschichte und Physiologie der Plastiden von Laubmoosen. Mit 23 Abbildungen im Text	30— 84
HARDER, RICHARD, OTTO BODE und HANS VON WITSCH, Über Wechselbeziehungen zwischen Blütenbildung, Brakteenverlaubung und Sukkulenz der Laubblätter bei Kalanchoë Bloßfeldiana. Mit 11 Abbildungen im Text und 1 Tafel	85—100
KÜSTER, ERNST, Beiträge zur Kenntnis der Rosanoff'schen Kristalle und verwandter Gebilde. Mit 16 Abbildungen im Text	101—116

Die „Flora“ erscheint zwanglos in einzeln berechneten Heften. Je 4 Hefte bilden einen Band, dessen Preis im laufenden Jahre 40 RM nicht überschreiten wird. Manuskripte in deutscher Sprache, völlig druckfertig in Maschinenschrift, sind zu schicken an Prof. Dr. O. Renner, Jena, Botanisches Institut.

Verfassernamen sind gerade, lateinische Namen gewellt zu unterstreichen. Vorlagen zu Textabbildungen sollen nicht in den Text eingefügt werden, sondern sind gesondert beizugeben; die Texte zu den Abbildungen sind auf besonderem Blatt zusammenzustellen. Als Muster für die Art der Literatursitzierung gelten die Literaturlisten der letzten Bände der Flora.

Für den Druckbogen wird, bis zu der Höchstzahl von drei Bogen, ein Unkostenbeitrag von 30 RM gewährt, jedoch nicht bei Dissertationen. Nur 40 Sonderabdrücke können bis auf weiteres geliefert werden.

S o e b e n e r s c h i e n :

Pflanzenphysiologische Übungen

Von

Dr. Otto Stocker

o. Professor der Botanik

und Direktor des Botanischen Institutes und Gartens der technischen Hochschule Darmstadt

Mit 41 Abbildungen im Text und einer farbigen Tafel

VIII, 88 S. gr.8

1942

steif broch. RM 4.50

Die „pflanzenphysiologischen Übungen“ sind in erster Linie für den Gebrauch an Universitäten und Hochschulen geschrieben; sie werden aber auch dem Lehrer an höheren Schulen bei der Ausgestaltung des Unterrichts und der Arbeitsgemeinschaften dienlich sein.

Im pflanzenphysiologischen Praktikum der Universitäten und Hochschulen fehlte es für den Anfänger an einer Anleitung, die einen knappen, aber genügend vollständigen Überblick über Probleme und Methoden vermittelt. Diesem Mangel will das vorliegende Buch abhelfen. Es führt den Studierenden an Hand typischer, zum großen Teil quantitativ messend gestellter Aufgaben durch das Gesamtgebiet der Pflanzenphysiologie und leitet ihn dabei durch genaue Anweisungen zu richtiger Handhabung der physiologischen Experimentiertechnik an; theoretische Erläuterungen werden nur da gegeben, wo die gebräuchlichen Lehrbücher der Botanik nicht ausreichen. Dem Dozenten und Assistenten sucht es die „technische Vorbereitung“ durch bis ins einzelne gehende Angaben über Anzucht des Versuchsmaterials und Bereitstellung von Geräten und Chemikalien zu erleichtern. Die Gliederung des Stoffes gestattet die Verwendung sowohl für den Einzelunterricht als auch für die Abhaltung eines besonderen, auf wöchentlich zwei bis drei Stunden berechneten pflanzenphysiologischen Praktikums.

V E R L A G V O N G U S T A V F I S C H E R I N J E N A

Morphologie, Entwicklungsgeschichte und Systematik neuer bemerkenswerter atmophytischer Algen aus Wien.

Von **Lothar Geitler**, Wien.

Mit 13 Abbildungen im Text.

Der Formenreichtum der einheimischen Algenflora ist trotz vielen darauf gerichteten Untersuchungen noch nicht ausgeschöpft. Fast jede Durchmusterung größeren Materials ergibt die Auffindung neuer Arten oder selbst neuer Gattungen. In besonderem Maß gilt dies für bestimmte systematische Gruppen — wie die Heterokonten und Chrysophyceen — und für gewisse Lebensgemeinschaften — wie die Krusten in fließenden Gewässern und die atmophytischen Gesellschaften. Es handelt sich dabei keineswegs immer um seltene oder schwer beobachtbare Formen; so ist die neue Chrysophyceengattung *Ruttnera* auf Mauern und Erde in Wiener Parkanlagen mehrfach anzutreffen und auffallend.¹⁾ Aber selbst längst bekannte und besonders häufige Algen, so die auf Baumrinden grüne Anflüge bildenden Protococcales, sind zum Teil ungenügend oder noch nicht abschließend untersucht. Nach beiden Richtungen hin sollen die folgenden Mitteilungen einige Beiträge liefern.

1. *Chlorokybus* nov. gen., eine neue koloniebildende Grünalge.

Die Alge fällt im Mikroskop auf durch ihre bedeutende Zellgröße und die verhältnismäßig regelmäßige Anordnung der Zellen in kubischen Achtergruppen, die in weiten Abständen in Gallerte eingebettet liegen (Abb. 1). Die Gallertlager sind, wenigstens an dem einzigen bisher bekannten Standort beim Obelisk im Schönbrunner Schloßpark, mikroskopisch klein und erreichen höchstens eine Größe von 0,2 mm, können aber mehrere Hunderte von Zellen enthalten. Die Gallerte ist farblos, weich und größtenteils ungeschichtet; nur unmittelbar um die Zellen herum sind Sonderhüllen ausgebildet, die den Membranen der jeweiligen Mutterzelle einer Gruppe entsprechen; sie verschleimen bald und sind

¹⁾ Über diese Gattung wurde schon an anderer Stelle berichtet (GEITLER 1942a, c).

wenig auffallend. Die Beschaffenheit der Gallerte entspricht also etwa der von *Palmella*, nicht aber von *Gloeocystis*. Bezeichnend ist vielfach eine Asymmetrie der Hülle (z. B. Abb. 2 d, e), die offenbar durch die Abplattung der relativen Mutterzellen hervorgerufen wird und ihrerseits von der dichten Lagerung der Tochterzellen bedingt ist. Jede Zelle besitzt im übrigen eine dünne, aber ziemlich feste Eigenmembran, die keine Zellulosereaktion gibt und aus Pektin besteht.

Die Vermehrung erfolgt durch Zweiteilung, wobei zwei, drei oder vier Teilungen, deren Ebenen senkrecht aufeinander stehen, \pm rasch aufeinander folgen (Abb. 2, 3). Die Gestalten der Zellen sind dem-

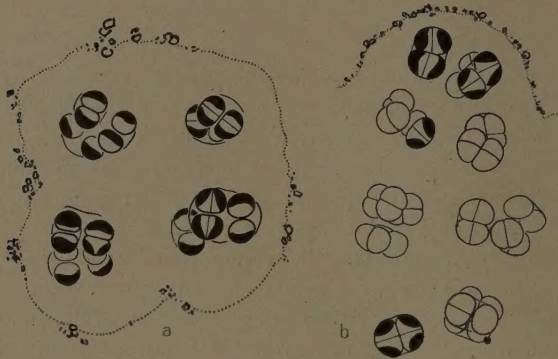


Abb. 1. *Chlorokybus atmophyticus*, Übersichts- und (b) Ausschnittsbild eines Lagers (a); es sind nicht alle in Deckung befindlichen Zellen eingezeichnet und die Chromatophoren nur teilweise dargestellt; gepunktet die Oberfläche der Lagergallerte, an ihr Kalkkriställchen.

entsprechend halbkugelig — genauer halbellipsoidisch —, abgerundet-quadranten- oder oktantenförmig oder auch halboktantenförmig (Abb. 2 g, 3 oben). Isolierte Zellen von Kugelform kommen niemals vor. Bei absichtlich schlechter „Kultur“ in Leitungswasser, wobei die Teilungen allmählich eingestellt werden, fallen die Tochterzellen unter reichlicher Gallertbildung zwar auseinander, wachsen heran und runden sich etwas ab, behalten aber im wesentlichen ihre Abplattungsform bei.

Der rechtwinklige Teilungswechsel erfolgt völlig gesetzmäßig. Dabei bestehen nach der relativ zweiten Teilung zwei Möglichkeiten: entweder stehen die beiden Enkelwände in der gleichen Ebene, so daß vier in einer Ebene liegende Zellen entstehen (Abb. 2a rechts oben, b rechts, c), oder sie stehen senkrecht aufeinander, so daß die Mittelpunkte der Tochterzellen tetraedrisch liegen, d. h. je zwei der Enkel-

zellen parallele Längsachsen haben; diesen Fall kann die untere Zellgruppe der Abb. 2a darstellen, wenn man sich zu der oberen Zelle eine zweite Zelle in Deckung dazudenkt. Die Teilungen sind allerdings meist nicht genau synchronisiert, so daß auch dreizellige Gruppen zustandekommen (die eben genannte Abbildung), wobei es unentschieden bleibt, in welcher Richtung die Teilung der zurückgebliebenen Zelle ablaufen wird.

Die Teilungen können unter günstigen Wachstumsbedingungen — im Freiland nach warmen Regen, in Kultur auf Agar — so rasch aufeinanderfolgen, daß der Eindruck einer Auto-sporenbildung entsteht (Abb. 2a rechts oben, c¹⁾); tatsächlich zeigt schon die verschieden tiefe Einziehung der Scheidewände das verschiedene Alter der Tochterzellen an. Gewöhnlich sind die Teilungen aber durch eine so lange Zeitspanne voneinander getrennt, daß die jeweilig älteren Tochterzellen sich etwas

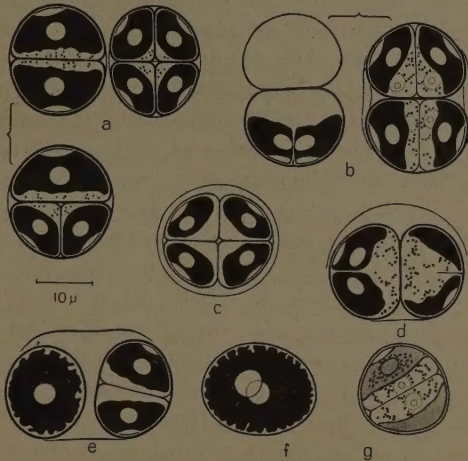


Abb. 2. *Chlorokybus atmophyticus*. a 13-zellige Gruppe (auf dem Weg zur 16-Zelligkeit); die drei im Bild unten dargestellten Zellen liegen in Wirklichkeit in Deckung mit den beiden oberen Zellen, unterhalb der rechts dargestellten vier Zellen liegen nochmals vier Zellen in Deckung. b 8-zellige Gruppe (links unten eine Zelle noch während der Teilung); die nebeneinander gezeichneten beiden Vierergruppen liegen in Wirklichkeit in Deckung übereinander (links oben der nicht deutlich erkennbare Zellinhalt nicht dargestellt). c 8-zellige Gruppe (nur vier der sich deckenden Zellen dargestellt). d vierzellige Gruppe, zwei in Deckung befindliche ungeteilte Zellen nicht dargestellt, die gezeichneten beiden Zellen während der Teilung (links vor, rechts während der Scheidewandbildung). e 6-zellige Gruppe (links eine ungeteilte, rechts eine zweigeteilte Zelle in Deckung). f erwachsene Zelle mit Chromatophor, Pyrenoid und Pseudopyrenoid (der größere weiß gezeichnete Körper) im Flächenbild. g zweigeteilte Zelle einer 16-zelligen Kolonie; im einen Chromatoporus ist das Pyrenoid und die Stärke dargestellt. — Die Chromatophoren sind — außer in g — schwarz, die Pyrenoide und Pseudopyrenoide weiß dargestellt.

1) Der Agar wurde mit der von MOLISCH angegebenen einfachen Nährlösung, die auf 11 Leitungswasser eine Messerspitze Zigarettenasche enthält, hergestellt. Dieser Agar, der vor allem die nötigen Nitrate und Phosphate ausreichend enthält, erwies sich auch für die Kultur der anderen hier behandelten Algen als geeignet.

abrunden und eine Eigenmembran bilden können (Abb. 2b rechts, d). Vollends gilt dies für die relativ dritte Teilung. Die Teilungsebenen stehen wieder senkrecht auf den vorhergehenden, wobei je nach der vorliegenden Anordnung der vier Mutterzellen alle vier Scheidewände in einer Ebene liegen, oder je zwei senkrecht aufeinander stehen. Die Wände der vierten Teilung stehen, sofern der Zusammenhalt der acht Tochterzellen nicht gelockert ist, in der Regel parallel zu denen der ersten Teilung (Abb. 3); doch zeigt sich die Neigung, die Wände etwas schräg, d. h. in Bezug auf die ganze Zellgruppe radial, einzustellen. Der Gesamtablauf der Teilungen folgt somit dem Schema von *Chroococcus* oder *Pleurococcus vulgaris* auct. (= *Desmococcus vulgaris* Brand). Je nach der Höhe der Teilungsfrequenz sind die Zellen etwas kleiner oder größer.

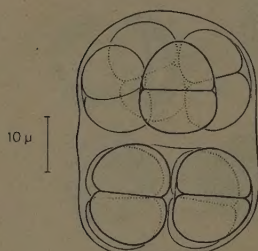


Abb. 3. *Chlorokybus atmophyticus*. 16-zellige Teilkolonie.

Die Zellteilung folgt im übrigen dem Ringleistentypus, d. h. die Scheidewand entsteht peripher und wächst zentripetal heran. Dabei ist, wie auch z. B. bei *Chroococcus*, infolge der Asymmetrie der Zelle auch eine Asymmetrie der Wandbildung ausgeprägt, indem die Wand an der konvexen Seite der Mutterzelle früher entsteht und schneller wächst als an der anderen (Abb. 2d rechts): das gleiche gilt naturgemäß für die spätere „Einfurchung“ beim Auseinanderweichen der Eigenmembranen der Tochterzellen an ihren Berührungsflächen (Abb. 2b rechts). Dieser

äußeren Asymmetrie entspricht eine asymmetrische Anordnung des Zellinhalts: der einzige parietale Chromatophor liegt der konvexen Seite der Zelle an (Abb. 2), während der Kern sich nahe der Innenseite befindet (Abb. 2b, g).

Der Chromatophor ist durch seine besondere Dicke bemerkenswert. Dem Typus nach handelt es sich um einen topfförmigen Chromatophor, wie er bei Protococcalen allgemein verbreitet ist. Er ist aber nicht, wie sonst, im optischen Längsschnitt konvex-konkav, sondern bikonvex, also auch gegen das Zellinnere zu vorgewölbt; er ist in der Regel so dick oder auch dicker als der halbe kurze Zelldurchmesser. Der äußerste Rand ist wesentlich dünner und namentlich in großen Zellen deutlich gelappt (Abb. 2e, f). Im Mittelstück liegt ungefähr zentral ein Pyrenoid, das aber deutlich kleiner als das Mittelstück ist, also nicht die unmittelbare Ursache der bedeutenden Chromatophorendicke bildet. Eigenartig ist die Tatsache, daß das Pyrenoid keine oder keine dichte

Stärkehülle besitzt, daß aber in seiner weiteren Umgebung gehäuft Stärkekörner gebildet werden (Abb. 2g); es sieht so aus, als ob die Einflußsphäre des Pyrenoids weiter als sonst reichte oder die Differenzierung in Stroma- und Pyrenoidstärke nicht so scharf wie sonst durchgeführt wäre. Der Stärkereichtum schwankt im übrigen naturgemäß mit den Außenbedingungen; in Abb. 2g ist eine Zelle mit der mäßigen Stärkemenge dargestellt, die gut teilungsfähige Zellen aufweisen.

An der konvexen Seite des Chromatophors liegt zwischen ihm und der Zellwand eingepreßt ein eigenartiger, im Profil flach linsenförmiger, im Oberflächenbild ungefähr kreisrunder Körper, der sich gegenüber Säuren und Basen sowie Farbstoffen wie ein Pyrenoid verhält, aber niemals eine Beziehung zur Stärkebildung zeigt (Abb. 2). Er teilt sich gleichzeitig mit dem Chromatophor während der Zellteilung (Abb. 2b links) und sei als Pseudopyrenoid bezeichnet. Ob das Pseudopyrenoid im Chromatophor liegt oder ihm außen angelagert ist, läßt sich nicht völlig sicher entscheiden; wahrscheinlich ist letzteres der Fall, da man keinen Chromatophorenteil über seine Außenseite hinweglaufen sieht. Bei Plasmolyse hebt es sich zusammen mit dem Chromatophor — der sonst der Zellwand überall aufs engste anliegt — von der Zellwand ab, ohne sich vom Chromatophor zu trennen. Sollte eine sehr zarte und daher optisch nicht erkennbare Chromatophorenhaut über das Pseudopyrenoid laufen, so würde seine Lage doch extrem peripher sein und sich dadurch von den pyrenoidartigen, keine Stärke bildenden Körpern unterscheiden, die CARTER in den Chromatophoren von Desmidiaceen fand.

Von sonstigen Inhaltskörpern des Plasmas sind lipoidartige Tröpfchen zu erwähnen, die in wechselnder Menge entsprechend den Wabenwänden des Plasmas angeordnet sind (Abb. 2a, b, d, g).

Zur systematischen Stellung von *Chlorokybus* läßt sich sagen, daß es sich offenbar um eine „Protococcale“ im weiteren Sinn von PRINTZ (1927) handelt¹⁾. Schwärmerbildung wurde auch in Kultur nicht beobachtet und fehlt wahrscheinlich überhaupt. Jedenfalls ist keine typische Autosporenbildung vorhanden. Somit wäre *Chlorokybus* etwa in die Nähe von *Pleurococcus* (*Desmococcus* BRAND) und *Apatococcus* BRAND zu stellen. Habituell besteht allerdings eine viel größere Ähnlichkeit mit *Palmella* (etwa *P. mucosa*); doch besitzt *Palmella* typisch tetraëdrische Tochter-

1) Nicht völlig unmöglich wäre es, die Form als Übergang zu den Mesotaeniaceen aufzufassen. Für eine gallertbildende kurzzeitige *Cylindrocystis* hat PUYMALY Teilungswechsel nach drei Raumrichtungen festgestellt!

zellbildung, während sich *Chlorokybus* wie *Pleurococcus* und *Apatococcus* streng nach dem Würfeltypus teilt. Eine gewisse Ähnlichkeit besteht mit *Pseudotetraspora*. Im ganzen dürfte sich — zumindest aus praktischen Gründen — die Behandlung bei den Tetrasporalen empfehlen.

Die einzige bisher bekannte Art, *Chlorokybus atmophyticus*, ist eine typische Luftalge. Sie wird an dem einzigen bekannten Standort, den Sandsteinfelsen des Obelisken im Schönbrunner Schloßpark, allein von Regenwasser und nach Regen an den Steinen herabrieselndem Wasser befeuchtet. Vor stärkerer Insolation ist sie geschützt und bleibt auch während längerer Trockenperioden durchfeuchtet. Sie wächst in der Regel in den Feuchtigkeit haltenden Rasen von *Scytonema densum* und in Moospolstern zusammen mit *Gloeocapsa* und verschiedenen anderen Algen.

Das Vorkommen auf Sandstein und auf den Rasen anderer Pflanzen könnte zunächst den Eindruck erwecken, daß die Art kalkmeidend ist. Tatsächlich hat aber der Sandstein einen nachweisbaren Kalkgehalt, und die Gallertlager selbst sind oberflächlich mit einer dünnen Schichte von Kalkkristallen bedeckt (Abb. 1). Ob der Kalk von *Chlorokybus* selbst abgeschieden wird oder mehr zufällig oder durch die Tätigkeit von Gallerte besiedelnden Bakterien abgelagert ist, bleibt ungewiß. Jedenfalls zeigt sein Vorhandensein, daß *Chlorokybus* nicht bei saurer Reaktion lebt.

Chlorokybus nov. gen.¹⁾

Thallus aus fast formloser, homogener, weicher Gallerte bestehend, mikroskopisch klein, mit bis 100 oder mehr Zellen, die typisch zu 8 in Würfelgruppen liegen und gegeneinander abgeplattet sind. Die Zellgruppen sind von der verschleimenden Mutterzellwand umgeben und zu vielen in größeren Abständen in Gallerte eingebettet. Zellen am häufigsten quadranten- oder oktantenförmig, an den Kanten und Ecken leicht abgerundet. Chromatophor eine sehr dicke, parietale, die Außenwand bedeckende und daher gekrümmte Platte, im ausgewachsenen Zustand mit vielfach, aber seicht gelapptem Rand, mit zentralem Pyrenoid; an der Rückenseite ein „Pseudopyrenoid“. Zellkern in dem vom Chromatophor freigelassenen Raum. Fortpflanzung durch in den drei Raumrichtungen senkrecht aufeinanderstehende Zweiteilungen. Zoosporen (auch in Kultur) nicht beobachtet. Assimilationsprodukt Stärke; die Membranen bestehen aus Pektin.

Einzige Art: *Chlorokybus atmophyticus* n. sp. — Ausgewachsene Zellen 15—18 μ breit, 17,5—22,5 μ lang; kurzer Durchmesser eben

1) Eine lateinische Diagnose wurde schon früher veröffentlicht (1942c).

entstandener Tochterzellen 8—10 μ lang. — Auf verrotteten Moosen und den Lagern von *Scytonema densum* zusammen mit Gloeocapsen u. a. auf Sandsteinblöcken des Obeliskens im Schönbrunner Schloßpark in Wien.

2. Zwei neue Heterokonten (Heterococcalen).

Obwohl in letzter Zeit eine außerordentlich große Zahl von einheimischen Heterokonten beschrieben wurde (vgl. PASCHER), sind sie zweifellos noch lange nicht in ihrer Gesamtheit erfaßt; dies gilt vor allem für luftlebige Typen, die, wenn sie kleinzellig sind, leicht übersehen oder verkannt werden können. Hier werden zunächst zwei Arten beschrieben, die näher untersucht werden konnten; andere, die nur vereinzelt gesehen wurden — so z. B. ein kleines *Ellipsoidion*, das auf der Oberfläche der Gallertlager von *Chlorokybus* lebt —, müssen vorläufig zurückgelegt werden.

Pleurochloris nanella n. sp.¹⁾ hat fast kugelige oder leicht ellipsoidische Zellen, die bis 6,5 μ groß werden (Abb. 4). Die Membran ist mäßig dick, aber fest und deutlich erkennbar. Der Chromatophor

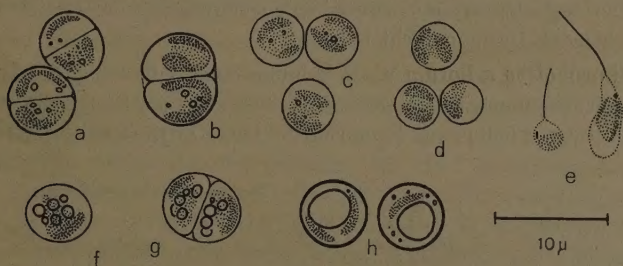


Abb. 4. *Pleurochloris nanella*. a, b vegetative Zellen und Tochterzellen (c) gewöhnlicher Ausbildung, d Tochterzellen ohne Plasmaeinschlüsse, e Zoosporen, f, g Ruhezellen, h Dauerzellen (Cysten).

ist immer in der Einzahl vorhanden und bildet ein stark gekrümmtes Band, das aber nicht wie gewöhnlich parietal, sondern subparietal liegt, d. h. der Zellwand in einigem Abstand folgt, bzw. sie nur an einzelnen Stellen berührt. Die Farbe ist ein bezeichnendes stumpfes gelb- oder braungrün. Ein Pyrenoid fehlt. Die Autosporen entstehen zu zweien in einer Mutterzelle. Die Zoosporen, deren Bildung bei Übertragung in Nährlösung erfolgt, sind auffallend verschieden groß — meist 2,5×6—7 μ , aber auch nur 2×2,5 μ groß —, langgestreckt und

1) Lateinische Diagnose bei GETTLER 1942c.

leicht metabol, und besitzen einen winzigen, dem Vorderrand des Chromatophors eingefügten Augenfleck; die einzige Geißel ist etwas überkörperläng. Manchmal erfolgt Dauerzellbildung; die betreffenden Zellen sind kugelig, $\pm 6\mu$ groß, die Membran ist leicht verdickt und so stark lichtbrechend, daß Verkieselung zu vermuten ist; sie enthalten einen großen Leukosintropfen und einen verkleinerten, blassen Chromatophor. In den vegetativen Zellen finden sich je nach den Außenumständen Öltropfen in wechselnder Zahl; im teilungsfähigen Zustand enthalten die Zellen wenige kleine Tröpfchen (Abb. 4a—c), manchmal sind die Tochterzellen auch ganz „glasklar“ (d); im Ruhezustand sind die Zellen von größeren Tropfen erfüllt und teilen sich nur ausnahmsweise, die Chromatophoren sind verkleinert (Abb. 4f, g).

Die Art wächst auf den Gallertlagern von *Ruttnera spectabilis* bei der römischen Ruine im Schönbrunner Schloßpark, wo sie manchmal im Mikroskop auffallende Massenansammlungen bildet, im allgemeinen aber selten ist. Sie unterscheidet sich von der nächst ähnlichen *Pleurochloris commutata* durch die geringere Zellgröße, die eingeißeligen Zoosporen, den Besitz eines Augenflecks derselben, die relativ derbe Membran und den typisch subparietalen Chromatophor; Cysten waren bisher bei der Gattung nicht bekannt.

Gloeobotrys arborum n. sp.¹⁾ bildet einen mikroskopisch kleinen, in gut entwickeltem Zustand aus mehreren 100 Zellen bestehenden formlos-gallertigen Thallus auf Baumrinden (Abb. 5). Die Gallerte ist weich

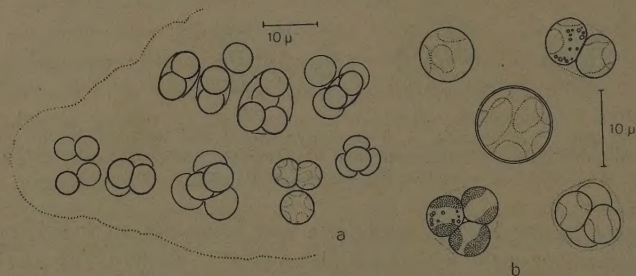


Abb. 5. *Gloeobotrys arborum*. a Habitusbild eines Lagerteils (beachte die nicht immer synchronen Teilungen bzw. die einzelnen Zweiteilungen); b Einzelbilder (in der Mitte eine Zelle maximaler Größe).

und homogen, nur die eben entstandenen Autosporen erscheinen von der allmählich verschleimenden Mutterzellwand umgeben. Die fast immer genau kugeligen Zellen liegen zu vierten tetraëdrisch, selten zu

1) Lateinische Diagnose siehe bei GEITLER 1942c.

zweien, und werden bis $9,5\ \mu$ groß; die zu vieren entstandenen Autosporen sind $4\text{--}5\ \mu$ groß. Die Zahl der parietalen, scheiben- oder bandförmigen Chromatophoren beträgt in erwachsenen Zellen 4–6, in den Autosporen meist zwei. Die Vermehrung erfolgt durch Bildung von vier tetraëdrisch entstehenden Autosporen oder seltener durch Bildung von zwei entsprechend größeren Autosporen. Zoosporen wurden auch in Kultur nicht beobachtet.

Die Art wächst auf feuchter Rinde am Grund von Weidenstämmen im Wiener Prater zusammen mit *Pleurococcus vulgaris* auct. (= *Desmococcus vulgaris* BRAND), „*Cystococcus*“ (= *Trebouxia*) und Moosen. Sie ist der einzige bisher bekannte atmophytische Vertreter der Gattung und unterscheidet sich von dem nächst ähnlichen *Gloeobotrys chlorinus* außerdem durch die bedeutend größeren Zellen und ihre regelmäßige Anordnung; sie bildet die Parallelförmigkeit zu *Palmella mucosa*, mit der sie, abgesehen vom Zellinhalt, größte Ähnlichkeit besitzt.

Die Teilungen erfolgen in einer Tetrade nicht immer synchron, so daß entsprechend unregelmäßige Zellgruppen entstehen können (Abb. 5a).

3. *Pleurococcus vulgaris* auct. und *Apatococcus vulgaris* BRAND.

Die häufigsten Protococcalen, die an Baumstämmen auffallende grüne Anflüge bilden, haben bekanntlich zu zahlreichen Untersuchungen und zu verschiedenen Nomenklaturstreitigkeiten Veranlassung gegeben. Eine wesentliche Klärung hat erst eine von STOCKMAYER herausgegebene nachgelassene Arbeit BRANDS gebracht, die 1925 erschienen ist. Sie wurde in zusammenfassenden Werken allerdings nicht entsprechend verwertet (z. B. von PRINTZ 1927, F. E. FRITSCH, G. M. SMITH), so daß eine gewisse Unsicherheit bis heute besteht. Allerdings sind auch manche morphologische und entwicklungsgeschichtliche Beobachtungen BRANDS ungenügend. Es ist daher nötig, diesen Gegenstand nochmals zu behandeln und durch ergänzende Beobachtungen zum Abschluß zu bringen.

Unter den gewöhnlichen pleurococcoiden Algen an Bäumen und Mauern lassen sich zunächst zwei morphologische Typen leicht auseinanderhalten: Formen mit einem zentralen sternförmigen Chromatophor und solche mit einem parietalen Muldenchromatophor. Innerhalb der 1. Gruppe sind wieder zwei Typen zu unterscheiden: a) Algen ohne jede Andeutung von Fadenbildung und ohne rechtwinkelig stehende Scheidewände, b) Algen mit \pm ausgeprägter Neigung zur Fadenbildung und mit rechtwinkelig stehenden Scheidewänden. Die Gruppe a ist durch die Gattung „*Cystococcus*“ auct. mit der häufigsten Art „*C. humicola*“ auct., die auch die gemeinste Flechtenalge ist,

repräsentiert. Die übliche Bezeichnung *Cystococcus humicola* NÄGELI ist unrichtig, da NÄGELI unter diesem Namen eine Art mit parietalem Chromatophor verstand, was schon TREBOUX 1912 erkannte. Dementsprechend hat PUYMALY (1924) die Gattungsbezeichnung *Trebouxia* gewählt, welcher Name sich aber anscheinend nicht einbürgern will (so fehlt er in der ENGLER-PRANTL-Bearbeitung von PRINTZ). BRAND behauptet, daß die Gattung richtig *Chlorococcum* FRIES em. GREVILLE zu heißen hat (wobei er gezwungen ist, *Cystococcus humicola* = *Trebouxia humicola* als neue Art *Chlorococcum sociabile* zu beschreiben); abgesehen davon, daß es sich nur um einen nomenklatorischen Wahrscheinlichkeitsbeweis handelt, ist es seit langem üblich, als *Chlorococcum* bestimmte Protococcalen mit topfförmigem Chromatophor zu bezeichnen. Wie immer man *Cystococcus* auct. nennen will, jedenfalls ist die Alge eindeutig beschrieben und erkennbar.

Der Typus b) wird durch eine pleurococcoïd wachsende *Prasiolaceae* dargestellt, für die ein brauchbarer Name nicht existiert. BRAND fand, daß sie von MENEHINI als *Pleurococcus vulgaris* bezeichnet wurde und will diesen Namen beibehalten. Dies ist aber untunlich, da als *Pleurococcus vulgaris* jene Alge allgemein bezeichnet wird (so auch von PRINTZ), die NÄGELI so nannte, die aber mit der Alge MENEHINIS nichts zu tun hat (sie besitzt parietale Plattenchromatophoren; s. unten). BRANDS „*Pleurococcus vulgaris* MENEH.“ ist jedenfalls in der neueren Literatur nicht zu finden, was sich vielleicht daraus erklärt, daß sie mit *Cystococcus* verwechselt werden kann und anscheinend selten ist. BRAND führt die wenigen bekannten Standorte auf S. 343 und 344 an; dazu kommt nach meinen Beobachtungen die römische Ruine im Schönbrunner Schloßpark in Wien, wo die Art am Grund feuchter, beschatteter Mauern vermischt mit anderen Algen nicht selten anzutreffen ist; die entwicklungsgeschichtlichen und morphologischen Beobachtungen BRANDS kann ich im übrigen bestätigen.

Die 2. Gruppe — Formen mit parietalen Chromatophoren — umfaßt zwei wohl unterscheidbare, aber bei oberflächlicher Betrachtung doch miteinander verwechselbare Algen: *Pleurococcus vulgaris* „MENEHINI“ im Sinne von NÄGELI (= *Pleurococcus Naegeli* CHODAT, *Protococcus viridis* AGARDH non *Pl. vulg.* MENEH. bei BRAND, *Desmococcus vulgaris* BRAND) und *Apatococcus vulgaris* BRAND (= *Pleurococcus lobatus* CHODAT, *Pleurastrum lobatum* (CHODAT) PRINTZ).

Die Unterschiede zwischen *Pleurococcus vulgaris* auct. = *Desmococcus vulgaris* BRAND und *Apatococcus vulgaris* BRAND bestehen nach CHODAT, PRINTZ (1921) und BRAND sowie nach meinen Untersuchungen in folgendem (vgl. Abb. 6c, d mit 6a, b und 7).

Die Zellen von *Desmococcus* sind im allgemeinen 4—8 μ groß, im Fall der nicht seltenen Fadenbildung werden sie bis 11 μ lang; bei *Apatococcus* sind die vegetativen Zellen 8—15, mitunter auch bis 20 μ groß (nur die unmittelbar aus Zoo- oder Autosporen hervorgegangenen Zellen bzw. Keimlinge sind kleiner), und Fadenbildung kommt niemals vor. Bei *Desmococcus* entstehen typisch kubische Zellpakete, bei *Apatococcus* herrscht eine deutliche Neigung zu flächigem Wachstum, also rechtwinkliger Stellung der Membranen in einer Ebene, — weshalb PRINTZ (1921, 1927) die Art zu der Gattung *Pleurastrum*, einer Chaetophoracee, stellen will. Die Zellen von *Apatococcus* isolieren sich im

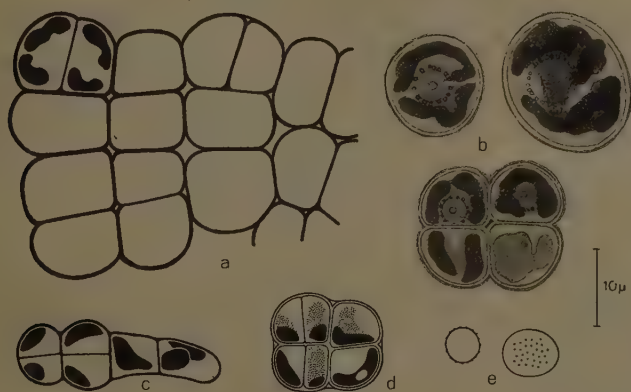


Abb. 6. a, b, e *Apatococcus vulgaris*: a Habitusbild (links oben die Chromatophorenquerschnitte eingezeichnet), b mittelgroße und große Zellen mit Chromatophoren und Kern, e „Keimlinge“ mit rauher Membran im optischen Schnitt und Oberflächenbild. — c, d *Pleurococcus vulgaris* auct. (*Desmococcus vulgaris* BRAND): c Fadenbildung, d typisches Aussehen einer Teilkolonie (rechts unten im Chromatophorenquerschnitt ein Pyrenoid sichtbar).

Gegensatz zu *Desmococcus* leicht und zeigen daher abgerundetere Formen. *Desmococcus* besitzt einen relativ kleinen, flach mulden- oder bandförmigen Chromatophor, der kaum gelappt ist, ein Pyrenoid führt (das bisher übersehen wurde) und streng parietal liegt (Abb. 6 c, d), während der Chromatophor von *Apatococcus* zwar ebenfalls dem Grundbauplan nach muldenförmig ist, aber auffallend groß und besonders dick und in erwachsenen Zellen mäßig bis stark faltig ausgebildet wird; er liegt auch meist nicht streng parietal, sondern ist von der Wand abgehoben, — in völlig lebensfrischen Zellen —, besitzt meist deutlich gelbgrüne — nicht wie bei *Desmococcus* rein grüne — Färbung und enthält kein Pyrenoid; er

wird im Alter von einer engen medianen Einschnürung in zwei Teile zerlegt, so daß zwei optische Querschnitte erscheinen, und kann auch in der ungeteilten Zelle in zwei Tochterchromatophoren zerfallen (Abb. 6, 7). Der Kern von *Desmococcus* ist klein und im Leben kaum sichtbar, bei *Apatococcus* dagegen sehr groß, im Leben auffallend und in der Regel hohlkugelig von einer Schichte vital färbbarer Tröpfchen umgeben (Abb. 6 b); diese Körnchenhülle bildet auch PUYMALY, Taf. I, Fig. 7, ab. Die Fortpflanzung von *Desmococcus* erfolgt ausschließlich durch Zweiteilung, bei *Apatococcus* kommt auch Zoo- und Autosporenbildung vor.

Diese Unterschiede — die auch in die Diagnosen einzubauen sind — sind völlig scharf und lassen sich sowohl an Freilandmaterial wie auch an Agarkulturen immer einwandfrei feststellen.

Über *Desmococcus* wäre im einzelnen noch folgendes zu bemerken. Das Pyrenoid ist relativ klein und besitzt, da im allgemeinen überhaupt keine Stärkebildung erfolgt, keine Stärkehülle; es ist daher nur unter günstigen optischen Umständen im Leben zu erkennen. — Lichenisierte Bestände wurden bisher nicht beobachtet, während an den gleichen Standorten von Flechtenpilzen nicht infizierte *Cystococcus*-zellen eine Seltenheit darstellen. Dennoch ist es möglich und wahrscheinlich, daß *Desmococcus vulgaris* oder nahe verwandte Formen als Flechtenbildner — wie schon BRAND vermutete — auftreten, so in *Endocarpon* (vgl. dazu GEITLER 1938) und in *Dermatocarpon* (vgl. E. TSCHERMAK 1941 b). Allerdings bestehen hier Unterschiede zwischen den einzelnen Arten (TSCHERMAK l.c.), auch dürfte Zoo- oder Autosporenbildung vorkommen (was an freilebendem Material niemals beobachtet wurde), und schließlich ist die besonders geringe Größe der Hymenialgonidien von *Endocarpon* und ihr Beibehaltenwerden in Kultur (GEITLER 1938) eine Erscheinung, die bei freilebendem *Desmococcus* nicht vorkommt; dieser behält während monatelanger Kultur die Größe, die er in seinen Beständen auf Baumrinden durchschnittlich besitzt, bei. Weitere Untersuchungen über die Frage, ob *Desmococcus* ein Flechtenbildner ist, sind jedenfalls nötig.

Apatococcus vulgaris bedarf einer ausführlicheren Darstellung, da er in verschiedener Hinsicht merkwürdig ist. Zunächst ist es der Chromatophor, der durch seine gelbgrüne Färbung und seinen Polymorphismus die Aufmerksamkeit auf sich lenkt. Der bezeichnende Farbenton ist auf BRANDS farbiger Tafel gut, wenn auch leicht übertrieben dargestellt ¹⁾.

1) Daß *Apatococcus* nicht etwa eine Heterokonte ist, ergibt sich aus dem Vorkommen von Stärke und der Bildung von Schwärmern mit zwei gleichlangen und nach Art der Chlorophyceen symmetrischen Geißeln.

Der Gestalt des Chromatophors ist BRAND allerdings nicht gerecht geworden, wenn auch der oberflächlich visuelle Eindruck auf seinen Bildern richtig getroffen ist. Die Grundform des parietalen Muldenchromatophors wird nämlich nur in Schwärmen und aus ihnen entstandenen Zellen festgehalten (Abb. 7g—k). Später erfolgt teilweise Abhebung von der Wand und Faltung, wozu eine beträchtliche Dickenzunahme kommt;

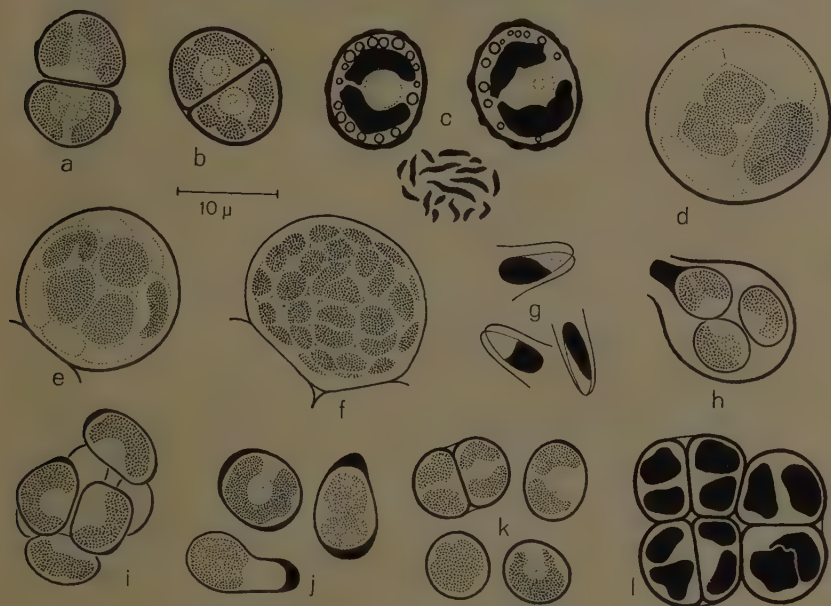


Abb. 7. *Apatococcus vulgaris*. a—c Zellen in der Ausbildung unbenetzbarer Bestände; a, c mit faltig-löckeriger Wand (c unten: Oberflächenbild der Wand). d—f Entwicklung der Sporangien; g Zoosporen (unten rechts eine in Schmalansicht); h im Sporangium weiterentwickelte Autosporen; i entleerter, weiterentwickelter Autosporenballen; j, k ein- und zweizellige „Keimlinge“, l aus solchen entstandene kleinzellige Kolonie. — In c, g und l sind die Chromatophoren schematisch schwarz wiedergegeben; in h—j sind die lokalen Membranverdickungen schwarz dargestellt.

außerdem wird der Chromatophor, wie erwähnt, durch Ausbildung einer Einschnürung zweilappig. In alten erwachsenen Zellen nehmen diese Veränderungen beträchtliche Ausmaße an; das in den drei Raumdimensionen eigenwillige Verhalten des Chromatophors läßt sich zeichnerisch nur unvollkommen festhalten (Abb. 6b). In mäßig wachsendem Material, dessen Zellen durch Bildung von reichlichen peripheren Öltröpfen ausgezeichnet sind, wird andererseits der Chromatophor (oder

die beiden Chromatophoren) klein und blaß und von der Wand stark abgedrängt, so daß, wenn man nicht aufmerksam beobachtet, der Eindruck eines binnenständigen, wenig gelappten „sternförmigen“ Chromatophors entsteht (Abb. 7c).

Eine weitere Eigentümlichkeit liegt im inneren Bau der Chromatophoren. Von den jüngsten Entwicklungsstadien abgesehen läßt sich eine stärker gefärbte, dichtere Rinde und ein lockerer, schwammiger Innenteil erkennen. Die Stärkebildung, die im Freiland nicht selten eintritt, erfolgt oft nur an der inneren Grenze des peripheren Teils. Dabei sind die länglichen Stärkekörner, entgegen der sonstigen Regel der zur Chromatophorenoberfläche parallelen Anordnung, senkrecht auf sie, also in Bezug auf den Chromatophor radiär ausgerichtet. Meist liegen die Stärkekörner aber ungerichtet im inneren Teil. Der ungewöhnliche „hohle“ Bau des Chromatophors der schon bei Betrachtung mit schwacher Vergrößerung ein eigenartiges Aussehen bedingt, würde eine besondere Untersuchung lohnen ¹⁾.

Innerhalb des Chromatophors und den von ihm freigelassenen Raum meist fast ganz ausfüllend liegt der große Kern samt seinem „Zentralkranz“ — wie BRAND die ihn umgebenden stark lichtbrechenden Tröpfchen nennt (Abb. 6b, 7b, c). BRAND hat im übrigen den Kern erkannt und ihn als „zentrale Vakuole“ bezeichnet, in der er ein „helles Korn“ bemerkte, das „höchstwahrscheinlich den Zellkern darstellt“; in Wirklichkeit handelt es sich um den Nukleolus, der schon im Leben auffallend ist. Der Kern selbst ist chromatinarm und erscheint im Leben abgesehen vom Nukleolus homogen.

Die Fortpflanzung erfolgt meist durch Zweiteilung und zwar nach zwei oder drei aufeinander senkrecht stehenden Richtungen, jedoch viel weniger regelmäßig als bei *Desmococcus*. Daß kubische Zellanordnungen nicht vorkommen und ausgesprochenes Wachstum in der Fläche vorhanden ist, wie PRINTZ angibt, ist allgemein nicht zutreffend, wenn auch eine deutliche Neigung zum Flächenwachstum gegeben ist; die Zuteilung der Art zu *Pleurastrum*, das überdies deutlich fädig ist, durch PRINTZ erscheint also sehr gezwungen. Die von CHODAT und BRAND besonders betonte Neigung zur Isolierung der Zellen bzw. zur Bildung wenigzelliger Gruppen besteht nur an manchen Standorten; an anderen herrscht die in Abb. 6a dargestellte Ausbildung zusammenhängender, vielzelliger Kolonien vor.

1) Es handelt sich zweifellos nicht um eine Desorganisation im gewöhnlichen Sinn.

Das Aussehen an verschiedenen Standorten ist oft recht verschieden. Meist an der Basis von Baumstämmen, namentlich von Roßkastanien, findet man zu vielen zusammenhängende eckige Zellen mit glatten Membranen (Abb. 6a, b); das makroskopische Bild solcher Bestände ist meist wenig auffallend, im Mikroskop findet man „*Cystococcus*“ und *Desmococcus* beigemischt. Andere Bestände, so besonders in größerer Höhe der Stämme von Schwarzpappeln, bilden dagegen lebhaft smaragdgrün leuchtende, dicke Überzüge, die den bekannten lichenisierten *Cystococcus*-Anflügen gleichen¹⁾. Im mikroskopischen Bild sieht man vorwiegend isolierte Zellen oder Zweiergruppen; die Membranen besitzen größtenteils eine rauhe, faltig-wulstige Oberfläche, im Inhalt findet sich viel Öl, und die Chromatophoren sind klein und blaß; die Zellen sind im ganzen relativ klein (Abb. 7a, c). Solche Bestände sind meist ziemlich rein und besitzen die Eigenschaft, unbenetzbar zu sein, gleichen also auch in dieser Hinsicht den lichenisierten *Cystococcus*-Beständen.

Die geschilderten Unterschiede werden bei Agarkultur einige Wochen beibehalten, klingen aber dann ab, bis nach mehrmaliger Überimpfung die Zellen durchwegs glatte Membranen und große, gelappte Chromatophoren erhalten, das Öl abbauen und wenigzellige, lockere Kolonien bilden²⁾. Es handelt sich also, trotz recht verschiedenem Aussehen der Bestände, nur um Standortsmodifikationen der gleichen Art.

Außer Zweiteilung kommt bei *Apatococcus* auch Schwärmerbildung vor. Sie wurde schon von BRAND wie auch von PRINTZ (1921) und PUYMALY (1924) angegeben; die Beobachtungen sind aber wegen der Untersuchung zu geringen oder toten Materials sehr unvollständig,— die freibeweglichen Schwärmer wurden noch nicht beschrieben, die Behauptung simultaner Entstehung (PRINTZ 1921) ist unzutreffend, ebenso die Angabe BRANDS in allgemeiner Form, daß die Schwärmer zu wenigen (meist zu 8) gebildet werden. Daß auch Autosporen vorkommen, wurde überhaupt übersehen.

Sporangien treten zu allen Jahreszeiten auf — nach Frostperioden sind sie allerdings abgestorben —, und sie werden auch in Agarkulturen gebildet. Meist sind sie nur vereinzelt zu finden, mitunter wandeln sich aber ganze Zellgruppen in Sporangien um. In den unbenetzbaren Beständen waren sie bisher nicht anzutreffen. Ihre Größe schwankt

1) Daß *Apatococcus* im Gegensatz zu den anderen Formen an Baumstämmen ziemlich hoch hinaufreicht, betonte schon BRAND. Man kann sich von diesen Verhältnissen leicht ein Bild an vom Sturm gefällten Bäumen machen.

2) Viele Autosporen-„Keimlinge“ erhalten aber eine fein „punktierte“ Membran (Abb. 6e); diese Ausbildung wurde an Freilandmaterial noch nicht beobachtet.

von etwa 9μ bis 20μ , die Zahl der in ihnen gebildeten Tochterzellen von 8—64; meist entstehen nur 8—32 Tochterzellen. Die Teilungen erfolgen sukzedan (Abb. 7d—f), wobei die Chromatophoren anfangs etwas vorseilen, so daß man z. B. einkernige Sporangien mit vier Chromatophoren antrifft. Meist unterscheiden sich die Sporangien frühzeitig von vegetativen Zellen durch den Besitz zahlreicher in einer Schichte außerhalb der Chromatophoren liegender lipoidartiger Tröpfchen.

Die Entleerung der Tochterzellen erfolgt durch eine enge, nicht besonders vorgebildete Öffnung (Abb. 7h), durch welche der Inhalt mit einiger Mühe hindurchgepreßt wird. Die entleerten Tochterzellen bleiben zunächst beisammen liegen, so daß anzunehmen ist, daß eine — nicht sichtbare — Schleimhülle, die wie in anderen Fällen aus den innersten Membranschichten des Sporangiums entsteht, vorhanden ist. Handelt es sich um Zoosporen, so zerfällt der Ballen unmittelbar nach seiner Entleerung; liegen Autosporen vor, so bleiben sie lange Zeit dicht beisammen und behalten auch beim Heranwachsen ihre polygonal abgeplatteten Formen bei (Abb. 7i). Ein Unterschied zwischen Zoo- und Autosporen konnte abgesehen von der Begeißelung und der abgerundeten Form der letzteren nicht festgestellt werden.

Die Zoosporen sind unmittelbar nach ihrem Austritt langgestreckt und leicht abgeflacht, meist $6\text{—}7,5\mu$ lang und in der einen Richtung 2μ , in der anderen $2,5\text{—}2,8\mu$ breit (Abb. 7g). Die zu geringen Längenangaben BRANDS und PRINTZ' beruhen darauf, daß unreife oder zur Ruhe gekommene Zoosporen, vielleicht auch Autosporen beobachtet wurden. Im Vorderende liegen die kontraktile Vakuolen, im Hinterende der Chromatophor; die beiden gleichlangen und nach Chlorophyceenart völlig symmetrisch gehaltenen und schlagenden Geißeln sind etwas überkörperläng. Ein Stigma fehlt.

Die Zoosporen sind, wenigstens bei Beobachtung bei Zimmertemperatur, außerordentlich empfindlich: sie kommen nach 1—5 Minuten zur Ruhe und nehmen schon vorher ellipsoidische oder kugelige Formen an. Die Bewegung ist im Anfang sehr lebhaft, verlangsamt sich aber rasch. Viele Zoosporen werden unter Vakuolisierung desorganisiert, — manchmal unmittelbar nach ihrem Austritt. Die Beobachtung der Zoosporen erfordert dementsprechend Mühe und Ausdauer.

Die Weiterentwicklung der Zoo- und Autosporen erfolgt im allgemeinen gleichartig. Doch sind die Autosporen „keimlinge“ infolge gegenseitiger Pressung abgeplattet, und ihre Membran wird lokal — und zwar in den „Zwickeln“ zwischen den enggepackten Zellen — verdickt (Abb. 7i, j). Manchmal besitzen einzelne Zellen einen auffallend langen

Fortsatz, der von Membransubstanz ausgefüllt wird (Abb. 7 j unten, h); es handelt sich dabei um Zellen, die in der Öffnung des Sporangiums stecken geblieben sind (Abb. 7 h). Zurückbleiben einzelner oder der meisten Autosporen im Sporangium ist überhaupt nicht selten.

Bemerkenswert ist, daß vor Erreichen der durchschnittlichen Größe vegetativer Zellen Zellteilung erfolgen kann und weiterhin Kolonien entstehen, die „unternormale“ Größe besitzen (Abb. 7 k, l)¹⁾. Solche Kolonien könnten für sich allein betrachtet mit *Desmococcus* verwechselt oder für eine eigene Art gehalten werden. Sie rufen in Beständen, in welchen Zoo- und Autosporenbildung abgelaufen ist, ein entsprechend buntes Bild hervor.

Damit dürfte die Entwicklungsgeschichte von *Apatococcus* im wesentlichen endgültig geklärt sein. Eine Frage, die sich noch nicht sicher beantworten läßt, ist allerdings die, ob die Zoosporen nicht auch als Gameten funktionieren können. Daß bisher keine Kopulationen beobachtet wurden, spricht deshalb nicht gegen diese Annahme, weil im Fall von Getrenntgeschlechtlichkeit es leicht möglich ist, daß in einem Material nur Zellen des gleichen Geschlechts vorhanden sind; die Gameten würden sich dann parthenogenetisch weiter entwickeln, welche Vorstellung im Hinblick auf die anzunehmende Haploidie keine Schwierigkeit bereitet. Sicherheit könnten hier nur Kopulationsversuche mit Material verschiedener Standorte bringen.

Eine andere Frage ist die, ob *Apatococcus* als Flechtenbildner auftreten kann. Die Bestände waren im allgemeinen nicht lichenisiert; an zwei Bäumen im Wiener Prater wurden jedoch in manchen Abschnitten der Bestände alle Zellen mit intrazellulären Haustorien nach Art von *Lecidea* und ähnlichen angetroffen, so daß die Möglichkeit der Flechtenbildung jedenfalls besteht. — PRINTZ (1921, 23) schreibt, „the species also occurs as lichengonidia“, macht jedoch keine näheren Angaben.

Die mitgeteilten Beobachtungen machen eine Ergänzung bzw. Richtigstellung der bisherigen Diagnosen von PRINTZ und BRAND nötig: *Apatococcus vulgaris* BRAND em. GEITLER. — Cellulae saepissime 8—15 μ , raro ad 20 μ crassae, cellulae ex zoo-vel autosporis ortae minores (5—8 μ crassae). Coloniae \pm irregulares, interdum multicellulares vel saepius paucicellulares, saepe divisionibus secundum 2 spatii

1) Über den Ablauf von Teilungen vor Erreichen der normalen Zellgröße vgl. auch TSCHERMAKS Beobachtungen (1941 a) an *Trochiscia*.

directiones. Chromatophorus typice singulus, incisura mediana \pm bipartitus, parietalis vel plerumque subparietalis, percussus, primo lamini-formis, postea irregulariter sinuosus, fere totam cellulam tegens, subflavescent; interdum chromatophori bini. Nucleus permagnus, subcentralis, guttulis lipidoidiformibus circumdatus. Membrana subcrassa, interdum per partes incrassata, laevis vel rugoso-verrucosa. Propagatio bipartitione, zoosporis, autosporis. Zoo- et autosporangia 9—20 μ crassa, 8—32 (—64) sporas continentia. Zoosporae oblongae, abplanatae, magnitudine $2 \times 2,5$ — $2,8 \times 6$ — $7,5 \mu$, duobus flagellis aequilongis et symmetricis instructae.

In die Diagnose von *Desmococcus vulgaris* BRAND ist statt „pyrenoide carente“ aufzunehmen: „pyrenoide instructo“.

4. Zur Morphologie und Entwicklungsgeschichte von *Mesotaenium caldariorum*.

Die Gattung *Mesotaenium* gehört zu den primitivsten Conjugaten. Eine Untersuchung reichen Materials von *Mesotaenium caldariorum* ergab einige in dieser und anderer Hinsicht bemerkenswerte Feststellungen.

Zur Untersuchung standen zwei Formen zur Verfügung. Die eine wuchs im Wiener Prater in der Nähe der sog. „Schwarzen Lacke“ zusammen mit *Rhizoclonium hieroglyphicum*¹⁾; die andere fand sich oberhalb des Wasserspiegels an der Wand eines Aquariums, das in einem Glashaus aufgestellt war, und ist unbekannter Herkunft. Die Glashausform unterschied sich von der Praterform durch die stärker zugespitzten Zellenden und die größere Länge (vgl. Abb. 8—10). Da die Unterschiede in Kultur konstant blieben, handelt es sich um genetisch verschiedene Rassen; eine systematische Bezeichnung erscheint im Hinblick auf die große Variabilität der einzelligen Conjugaten überhaupt unzulässig.

Die Kultur gelingt leicht auf Agar mit der eingangs genannten Nährlösung; das Wachstum ist außerordentlich üppig und führt nach wenigen Tagen zur Bildung von ausgebreiteten grünen Überzügen auf der Agaroberfläche. Die Teilungen erfolgen regelmäßig in der Nacht; doch läßt sich der Rhythmus durch künstliche Belichtung bei Nacht und Verdunkelung am Tage leicht umkehren: schon nach drei Tagen erfolgen in so behandelten Kulturen die Teilungen in der Mittagszeit. Die Mitose

1) Viele der Zellen waren von einer neuen Chytridiale, *Zygorhizidium verrucosum*, infiziert (vgl. GEITLER 1942 d).— Außerdem war reichlich die eigenartige Heterokonte *Bumilleriopsis Peterseniana* in typischer Ausbildung und die im Binnenland nicht häutige, meist als Halophyt auftretende Diatomee *Rhopalodia gibberula* beigemischt.

verläuft in der von KAUFFMANN für die verwandte *Cylindrocystis* geschilderten Weise und bietet kein weiteres Interesse (vgl. CZURDA).

Die Teilung des axilen Plattenchromatophors erfolgt gleichzeitig mit der Kernteilung, wird aber schon früher durch eine entsprechende mediane Einschnürung vorbereitet (Abb. 8b, g u. a.)

Das Ausgangsmaterial beider Formen befand sich in einem relativen Ruhezustand. Die Zellen enthielten reichlich Stärke und Öltropfen, die Chromatophoren waren klein und blaß, die Teilungsfrequenz war sehr niedrig. In den Kulturen erfolgte in bekannter Weise unter

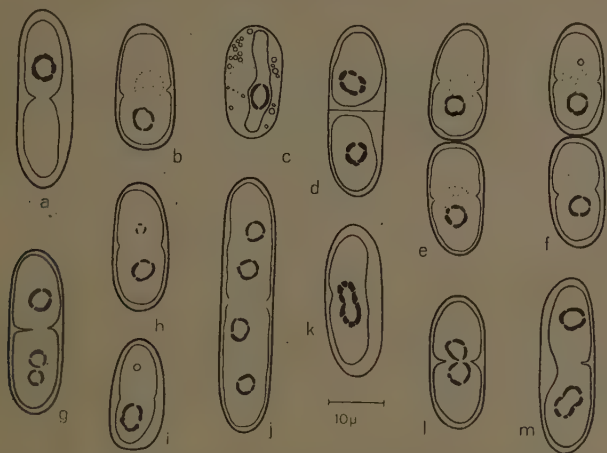


Abb. 8. *Mesotaenium caldarium*, Praterform; Zellen aus Rohmaterial (a, b) und 8–10 Tage alten Agarkulturen. Dargestellt ist der Zell- und Chromatophorennumriß, die Pyrenoide, zum Teil auch der Kern (gepunktet), in c auch Öltropfen; die Stromastärke ist nicht eingezeichnet. In e, f, h, i Neubildung, in g, k, l, m Teilung der Pyrenoide; j eine abnorm lange Zelle.

starker Erhöhung der Teilungsfrequenz Ergrünen und Abbau der Öltropfen sowie zum größten Teil auch der Stärke. Das weiter unten geschilderte Verhalten der Pyrenoide bei der Teilung blieb in den Kulturen wie im Rohmaterial bzw. in Rohkulturen (mit Leitungswasser befeuchtete Erde) das gleiche.

Die für die Desmidiaceen bezeichnende Architektonik der Zellen — isopole, betonte Längsachse, zentraler Kern, Querteilung, Ergänzung einer neuen Zellhälfte nach der Teilung — ist bei *Mesotaenium* dadurch etwas modifiziert, daß der dicke axile Plattenchromatophor den Kern seitlich verschiebt (Abb. 8c, 10m); dementsprechend liegt auch die

Teilungsspindel seitlich. Das in ruhenden Zellen typisch in der Einzahl vorhandene Pyrenoid treibt den Chromatophor auf und liegt, offensichtlich aus Gründen der Raumbehinderung, in der Längsrichtung der Zelle vom Kern abgerückt (Abb. 8c, 10m; vgl. auch die Flächenbilder, z. B. 8a, b, 9a—d). Der Zellinhalt zeigt also eine deutliche Asymmetrie in Längs- und Querrichtung.

Die Asymmetrie wirkt sich auch dynamisch aus. Das Pyrenoid teilt sich typischerweise während der Chromatophorenteilung nicht, sondern wird dem einen Tochterchromatophor zugeteilt, während der andere de novo ein Pyrenoid bildet bzw. schon früher gebildet hat (Abb. 9)¹⁾. Die teilungsbereite und eben entstandene Zelle enthält

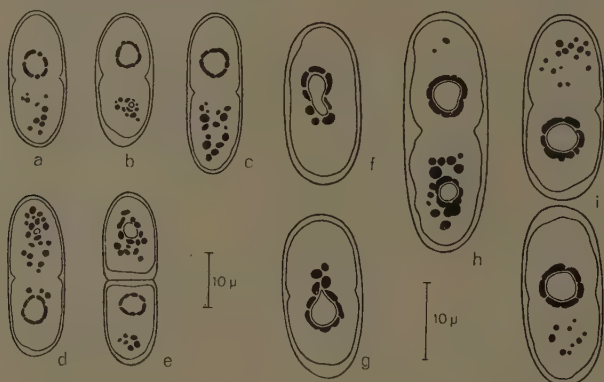


Abb. 9. *Mesotaenium caldariorum*, Praterform; Zellen aus einer 8 Tage alten Agarkultur. Verteilung der Stromastärke und Pyrenoide im Chromatophor. b, d Neubildung, f, g inäquale Teilung der Pyrenoide (die jungen noch stärkeleeren Pyrenoide sind als Kreise dargestellt).

daher zwei auffallend verschiedene Pyrenoide: das eine, ältere, ist groß und besitzt eine dichte, enganliegende „normale“ Stärkehülle, während das andere klein ist und keine eigentliche Stärkehülle besitzt, sondern inmitten locker und regellos angeordneter Stärkescheiben liegt (Abb. 8f, h, i, 9b, d, e, h); es macht einen auffallend „verschwommenen“ Eindruck oder ist, um mit NÄGELI zu sprechen, „durch den schwächeren Umriß ausgezeichnet“²⁾. Bei der langzelligen Glashaushausform erfolgt die

1) Diese Feststellungen sind meist schon an lebendem Material möglich; noch besser gelingen sie mit Hilfe von Jodjodkali oder Essigkarmin (letzteres macht die jüngsten, noch stärkefreien Pyrenoide gut erkennbar.)

2) NÄGELIS Beobachtungen bezogen sich auf *M. Endlicherianum*; er nahm Neubildung des zweiten Pyrenoids an, ohne aber Beweise bringen zu können.

Neubildung oft schon unmittelbar nach oder auch schon vor der Chromatophorenteilung, bei der Praterform meist später (vgl. Abb. 10c—i mit 8e, f).

Von der Regel der Neubildung eines Pyrenoids gibt es allerdings Ausnahmen. Dies hängt damit zusammen, daß das Mutterpyrenoid nicht immer deutlich aus der Chromatophorenmitte herausgerückt liegt. Befindet es sich in der Mitte, so teilt es sich, und zwar in annähernd gleich große Teile, wenn es genau in der Mitte des Chromatophors

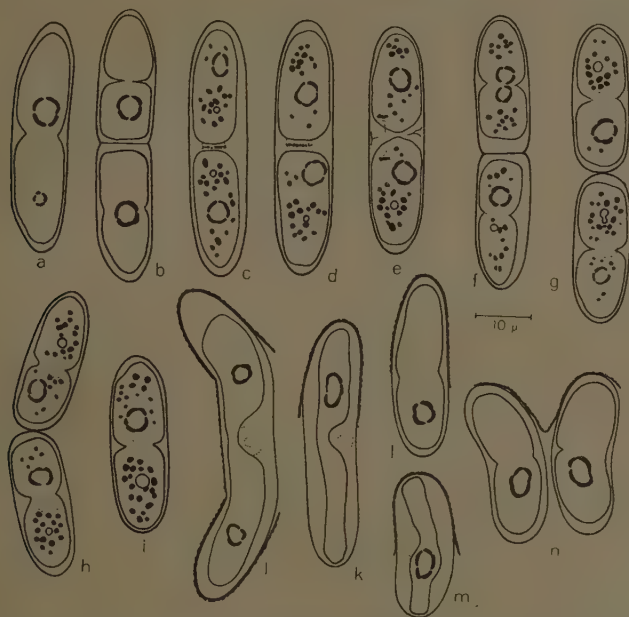


Abb. 10. *Mesotaenium caldarium*, Glashaussform; Zellen aus einer 8 Tage alten Agarkultur (a—i) und aus einer Kultur in Nährlösung (j—n). a, b Zellen mit typisch zugespitzten Enden; c, d Meta-, e Telophase, die übrigen vor oder nach der Teilung bzw. ruhend. Verschiedenes Verhalten der Pyrenoiden (die jungen, noch stärkeleeren Pyrenoiden sind als Kreise dargestellt). j—n Zellen mit Kalkinkrustation.

(Abb. 8 k, l) oder bei verfrühter Teilung der Tochterchromatophoren (Abb. 8 g unten, m unten, 10 f oben) liegt, oder inäqual, wenn es mehr exzentrisch liegt (Abb. 9 f, g). Auch junge, de novo entstandene Pyrenoiden ohne Stärkehülle sind teilungsfähig, wenn sie entsprechend liegen (Abb. 10 g untere Zelle, obere Chromatophorenhälfte).

Die Beobachtungen zeigen, daß die Pyrenoiden sich nicht autonom verhalten, sondern in Abhängigkeit vom Chromatophor

als ganzem stehen. Eine anisopole Polarität in dem Sinn, daß junges und altes Zell- bzw. Chromatophorende sich unterscheiden, ist jedoch nicht vorhanden. So kann das alte Pyrenoid sowohl im alten wie im neuen Zellende liegen und das neuentstehende in beiden Teilen gebildet werden (in Abb. 10l, m liegt das alte Pyrenoid im jungen, in k im alten Ende; in den beiden Tochterzellen der Abb. 10h liegen beide alten Pyrenoide in den jungen Zellenden; in 10g das eine im alten, das andere im jungen Ende).

Die Neubildung von Pyrenoiden hängt eng mit dem ausgeprägten Vorkommen von Zentren der Stärkebildung zusammen, wie sie CHADEFAUD als „centres amylogènes“ für den Chromatophor von *Mougeotia* beschrieb. Wie in diesem Fall entstehen auch bei *Mesotaenium* die neuen Pyrenoide in einer lokalisierten Ansammlung von Stromastärke (Abb. 9). Die Ansammlungen liegen \pm zentral im Halbchromatophor. Da die neuentstehenden Pyrenoide in ihnen mehr polwärts oder zentralwärts auftreten können, ergeben sich die geschilderten verschiedenen Lagen mit entsprechenden Folgen.

Im Fall nicht zu reichlicher Stärkebildung fehlt die Stromastärke oder ist nur geringfügig in dem Halbchromatophor, der das ältere Pyrenoid enthält; die Stärke wird also völlig oder nahezu vom Pyrenoid gebunden (Abb. 9a, c, i). Beim Heranwachsen entsteht ein neuer Stärkeherd in bestimmter Entfernung vom alten Pyrenoid (Abb. 9e unten, i). Somit ist der primäre Vorgang die Stärkebildung an bestimmten Stellen des Chromatophors; die Pyrenoidbildung tritt sekundär hinzu.

Im Unterschied zu der geregelten Pyrenoidteilung bei höher differenzierten Desmidiaceen herrscht also bei *Mesotaenium* relative Regellosigkeit. Doch ist das Prinzip der Zweiteiligkeit des Zellbaus auch bei *Mesotaenium* ausgeprägt, obwohl die Membran nicht aus zwei Stücken besteht. Denn das Wachstum der Zellen erfolgt — zumindest vorwiegend — an den einander zugekehrten Enden; dies ist schon aus dem Übergang der geraden Querwand zu der bogig-gespitzten Endform und besonders deutlich an verkalkten Zellen (vgl. unten) erkennbar. Der Chromatophor wächst aber im allgemeinen interkalar; dies ergibt sich aus der Lage des Chromatophoreneinschnitts, der sich schon in jungen Tochterzellen ungefähr in der Mitte befindet (Abb. 8f) oder nur wenig dem jungen Zellende genähert ist (Abb. 8b, i).

Das Wachstum läßt sich, wie erwähnt, leicht an Zellen verfolgen, die mit Kalk inkrustiert sind. Die für *Mesotaenium* ungewöhnliche Erscheinung trat bei der Glashausform auf, als sie in Nährlösung gezogen wurde, die allmählich verdunstete. Eine große Anzahl der Zellen

sammelte sich dabei im Oberflächenhäutchen an und umgab sich mit einer dünnen, leicht körnigen Schichte von CaCO_3 , die ziemlich fest saß (Abb. 10j—n). Die Figuren k—m zeigen Zellen, an welchen die junge Tochterhälfte noch nicht Zeit gefunden hatte, sich mit Kalk zu bedecken. Fig. j stellt eine in der Teilung gehemmte Zelle dar, deren Zuwachs in der Mitte einseitig (links) von einer dünneren Kalkkruste überzogen ist. Fig. n gibt eine Teilungsanomalie wieder: die einseitige Kalkkruste hat hier soweit Widerstand geleistet, daß die Tochterzellen beim Wachstum seitlich herausgedrängt wurden; die Erscheinung findet sich ausnahmsweise auch bei unverkalkten Zellen, — in diesem Fall ist die Längswand an einer Stelle aus unbekannten Gründen nicht dehnungsfähig (vgl. auch CZURDA, Abb. 12).

Die Kalkausscheidung der Glashausform wie das Vorkommen der Praterform auf kalkhaltiger Erde ist auch in ökologischer Hinsicht bemerkenswert, da die *Mesotaenium*-Arten allgemein als Bewohner saurer und zum Teil stark saurer Standorte gelten (vgl. z. B. KRIEGER).

5. Zur Kenntnis von *Phragmonema sordidum*.

Unter dem Namen *Phragmonema sordidum* beschrieb ZOPF 1882 eine neue fadenförmige „Blaualge“, die aber stumpf-grüne bis schmutzigg-violette Chromatophoren und einen Zellkern besitzt, sowie Stärke außerhalb der Chromatophoren bildet, also in Wirklichkeit eine primitive Bangiacee ist. Die Alge wurde in einem Warmhaus in Berlin entdeckt, hierauf in einer etwas kümmerlicheren Ausbildung in einem Warmhaus in Wien gefunden (GEITLER 1924), weiterhin auch im Freiland, nämlich am Eingang einer Höhle bei Lunz (Nieder-Donau) (GEITLER 1942b) und nunmehr auch an der Römischen Ruine im Schönbrunner Schloßpark, dem vierten bisher bekannten Standort, angetroffen. An den beiden Freilandstandorten wächst *Phragmonema* in einer Art von palmelloidem „Coccon“-stadium, wie es schon ZOPF erwähnt, aber nicht näher beschreibt und auch nicht abbildet. Gemeinsam ist den Freilandstandorten die tiefe Beschattung und große Feuchtigkeit. In Schönbrunn wächst die Alge an der Basis der Gallertlager der Chrysophyceen *Ruttnera spectabilis*, welche ihrerseits ständig beschattete Gesteinstrümmen überzieht (GEITLER 1942a). Sie bildet kleine Nester, die erst bei mikroskopischer Untersuchung erkennbar werden, aber durch die Chromatophorenfärbung sofort auffallen. Vielzellige, lange Fäden, wie sie nach ZOPFs Beschreibung typisch sind, kommen nicht vor. Die Fäden sind vielmehr immer wenigzellig, aber reichlich verzweigt, und schließen zu pseudoparenchyma-

tischen Bildungen eng zusammen. Die Membranen sind, wie auch ZOPF betont, dick und schleimig und geschichtet.

Die Fäden zerfallen leicht in kürzere Stücke oder auch in Einzelzellen bzw. in wenigzellige Gruppen, die sich unregelmäßig weiter teilen (Abb. 11 a, b). Manchmal schlüpft der frisch behäutete Zellinhalt aus der Membran aus; meist ist diese Fortpflanzungsart aber mit Teilungen verbunden. Es entstehen dann zwei oder vier „Autosporen“, die sich in der Regel schon innerhalb der Mutterzelle deutlich behäuten. Diese Zellen, die ZOPF als „Coccen“ bezeichnet, teilen sich oft wieder, ohne zur ursprünglichen Größe der Mutterzelle heranzuwachsen, so daß allmählich entsprechende Zellverkleinerung erfolgt. Die kleinsten beobachteten Zellen sind etwa 4μ groß (Abb. 11 d). Sie besitzen einen einzigen Bandchromatophor, während die Fadenzellen normaler

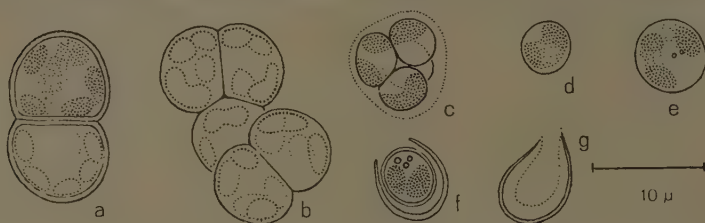


Abb. 11. *Phragmonema sordidum*, „Coccenstadium“. a, b Zellgruppen aus Pseudoparenchymen; c Coccenbildung unter Verschleimung der Muttermembran; d, e einzelne heranwachsende Coccen; f Behäutung einer Cocce innerhalb der geöffneten Mutterzelle; g geöffnete Mutterzelle mit verschleimter innerer Wandschicht. — Die Membranen sind in b, d, e nur schematisch angedeutet.

Größe mehrere und auch etwas größere Chromatophoren enthalten. Nicht selten sieht man in mikroskopischen Präparaten Ansammlungen von Coccen ohne Zusammenhang mit Fäden; sie könnten ohne Berücksichtigung der Entwicklungsgeschichte kaum richtig gedeutet werden¹⁾.

Das entworfenen Bild entspricht, soweit aus ZOPFs Text zu entnehmen ist, seinem Coccen- und Zoogloeastadium. Das Aussehen ist allerdings auf den ersten Blick von *Phragmonema* in typischer Ausbildung so abweichend, daß eine neue Gattung vorzuliegen scheint. Obwohl an den Freilandstandorten keine typischen *Phragmonema*-Fäden ausgebildet sind, ist der Zellinhalt und die endogene Bildung kleiner Fortpflanzungszellen doch so bezeichnend, daß der tatsächliche Zusammenhang nicht fraglich sein kann. Eine gewisse Ähnlichkeit besteht

1) Es ist nicht unwahrscheinlich, daß *Phragmonema* gar nicht so selten ist, wie es scheint, aber oft mit einzelligen Blaualgen verwechselt wird.

allerdings mit der felsenbewohnenden einzelligen Bangiacee *Rhodospira* (GETTLER 1927); diese besitzt jedoch niemals fädigen Wuchs, hat keine Band-, sondern Scheibenchromatophoren und bildet typischerweise 16 Autosporen in großen kugeligen Sporangien.

Die Wuchsform, die *Phragmonema* an den Freilandstandorten besitzt, stellt offenbar eine Hemmungsbildung dar. Für weitere Schlüsse über Verbreitung und Heimat der Alge reichen die vorhandenen Beobachtungen noch nicht aus. Sicher ist nur, daß es sich nicht etwa um eine auf die Tropen beschränkte, in Warmhäuser eingeschleppte Form handelt.

6. *Diaphragma radiosum* nov. gen., n. spec., eine neue Chaetophoracee.

Der Aufbau der Fäden dieser eigenartigen Grünalge ist dadurch auffallend, daß die Zellen bzw. Protoplasten durch sehr lange Membranstücke, die den Querwänden entsprechen, voneinander getrennt sind (Abb. 12, 13). Solche Verhältnisse finden sich bei anderen echt fädigen Grünalgen nur andeutungsweise. Eine gewisse äußerliche Ähnlichkeit besteht mit *Hormotila*, welche aber keine echten Fäden bildet und der ganzen Organisation nach eine Tetrasporale ist. Analoge Ausbildungen treten dagegen bei der marinen Blaualge *Solentia* auf, deren systematische Zugehörigkeit allerdings nicht gesichert ist.

Die Alge wächst zwischen Moosprotonemen zusammen mit *Cylindrocystis Brebissonii* auf Erde eines wenig begangenen Weges im Schönbrunner Schloßpark. Der Thallus ist meist kümmerlich entwickelt und zerfällt zudem bei der Präparation oft in kurze Stücke, so daß er, zumal die Zellgröße gering ist, leicht übersehen werden kann. Er wurde zuerst auf Agarkulturen entdeckt, dann aber auch im Freiland aufgefunden.

Das Wachstum erfolgt annähernd in einer Ebene parallel zum Substrat, wobei die Fäden unregelmäßig-radial sich ausbreiten. Die Fäden bzw. die Zellen selbst sind nach Art von Rhizoiden oder Kriechfäden leicht „geschlängelt“. Sie wachsen zum Teil auf der Oberfläche, zum Teil auch in den Agar hinein; aufrechte, über das Substrat sich erhebende Fäden werden niemals ausgebildet. Das Aussehen ist im übrigen je nach den Wachstumsbedingungen etwas verschieden: frisch überimpfte Thalli besitzen — hauptsächlich in den Fadenenden — infolge gesteigerter Teilungsfrequenz relativ kurze Zellen, die durch Querwände gewöhnlichen Aussehens voneinander getrennt sind (Abb. 12, 13b, c); bei sinkender Teilungsfrequenz und erst recht bei Einstellung der

Teilungen wachsen die Zellen und die Querwände stark in die Länge (Abb. 12 links unten, 13a, e). Diese besonders bezeichnenden „Querwände“ lassen keine feinere Struktur erkennen; sie bestehen aus stark lichtbrechender, farbloser und massiver Membransubstanz; die Protoplasten selbst sind von dünnen Eigenmembranen umgeben. Die üblichen chemischen Reaktionen und Färbungen zeigen, daß es sich um Pektine handelt. In den älteren (inneren) Thallusteilen schwellen die Zellen an und werden im Gegensatz zu den sonst abgerundet-zylindrischen



Abb. 12. *Diaphragma radiosum*. Übersichtsbild eines Sektors eines lebhaft wachsenden Thallus und — links unten — drei Fadenenden eines nicht mehr wachsenden Thallus.— Halbschematisch, die Protoplasten sind schwarz dargestellt.

Formen ellipsoidisch (Abb. 13e). Im allgemeinen besteht ausgesprochenes Spitzenwachstum. Die Verzweigung erfolgt reichlich und durch seitliches Auswachsen des oberen Teiles der Zellen; Evektion fehlt.

Der Zellinhalt ist an Freilandmaterial infolge Maskierung durch Stärke und Öl optisch schwer analysierbar. An kultiviertem Material ist ohneweiters zu sehen, daß je Zelle ein einziger großer Chromatophor vorhanden ist, der eine parietale, bandförmige, etwas unregelmäßig gestaltete Platte darstellt und je nach den Ernährungsverhältnissen die

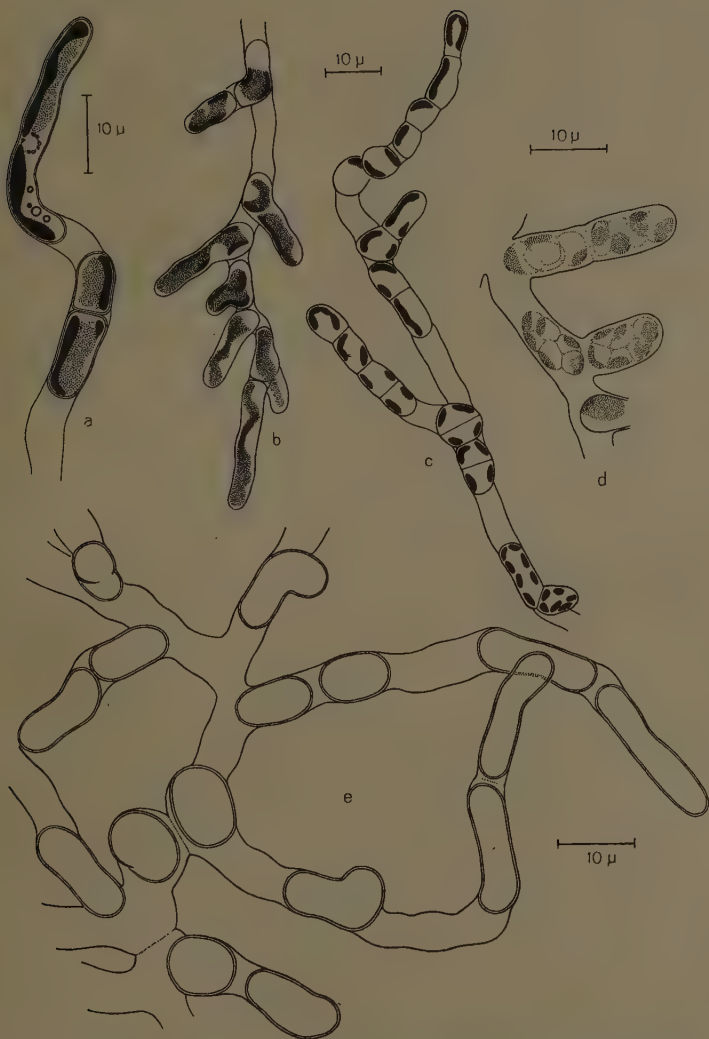


Abb. 13. *Diaphragma radiosum*. a Fadenende eines mäßig wachsenden Thallus; in der Endzelle sind außer dem Chromatophor Kern und Öltropfen eingezeichnet. b Fadenende eines lebhaft wachsenden Thallus. c Fadenstück eines Thallus in Zoosporenbildung (die beiden im Bild untersten Zellen sind zu Zoosporangien umgebildet); in den Zellen sind nur die optischen Schnitte der Chromatophoren dargestellt. d Einzelbild eines Thallusabschnitts mit reifen Zoosporangien. e mittlerer Abschnitt eines Thallus in mäßigem Wachstum (es sind nur die Membranen wiedergegeben).— Die Figuren b und c sind schwächer als die übrigen vergrößert (vgl. die Maßstäbe!); die Membranen sind in b und c schematisiert dargestellt.

Zellwand verschieden stark bedeckt. Er enthält kein Pyrenoid. Ungefähr im Zentrum der Zelle, aber der Wand bzw. dem Chromatophor angelagert befindet sich der Zellkern, der in durchsichtigen Zellen schon im Leben erkennbar ist und in anderen Fällen sich mittels Essigkarmin sichtbar machen läßt.

Unter Umständen erfolgt Zoosporenbildung. Die Zoosporen entstehen zu 4 oder 8 in äußerlich kaum veränderten, gedrungenen Zellen der älteren (inneren) Thallusabschnitte (Abb. 13 d), sind länglich-eiförmig, besitzen zwei etwa körperlange Geißeln, ein Stigma und zwei kontraktile Vakuolen, sind also in der bei den Ulotrichalen-Chaetophoralen üblichen Ausbildung entwickelt ¹⁾.

Die systematische Einreihung von *Diaphragma* erfolgt zwanglos unter den Chaetophoraceen und zwar in der Gruppe der Leptosireae in der Fassung von PRINTZ.

Diagnose. Thallus microscopicus, horizontalis expansus, aërophyticus, filamentis liberis subradiatim dispositis. Filamenta e cellularum serie simplici composita, repentia, repetita, irregulariter, lateraliter ramosa, cellulis (protoplastibus) dissepimentis membranaceis perlongis disiunctis; ramuli laterales extrusione partis apicalis cellulae orti. Cellulae intercalares et apicales plerumque rotundato-cylindricae, saepe longissimae, basales (centrales) longe-ellipsoideae, membrana speciali tenui circumdatae. Nucleus singulus, subcentralis; chromatophorus singulus, laminiformis, parietalis, pyrenoide nullo. Membranae pectinosae; partes membranarum intercellulares („dissepimenta“) firmae, non mucosae, homogeneae, latitudine cellularum. Propagatio zoosporis 4 vel 8 e cellulis forma vix diversis; zoosporae ovoideae, flagellis aequilongis binis, vacuolis contractilibus binis, stigmaticae.

Einzigste Art: *D. radiosum*. Cellulae et filamenta (3,5—) 4—6 μ lat., cellulae ellipsoideae vetustiorum partium thalli usque ad 8 μ incrassatae; cellulae apicales thallorum adulatorum usque ad 48 μ longae. Zoosporae 2,5—3,5 μ lat., 4—5 μ long. — Auf Erde eines Weges im Schönbrunner Schloßpark.

Zusammenfassung.

Es werden zwei neue Chlorophyceengattungen (*Chlorokybus*, *Diaphragma*) und zwei neue Heterokonten-Arten (Heterococcalen) beschrieben. An *Chlorokybus* ist unter anderem der Besitz eines neuartigen Zellorganells („Pseudopyrenoid“) von Interesse.

1) Die Zoosporenbildung wurde nur wenige Male beobachtet; sie erfolgte am 4. oder 5. Tag nach der Übertragung alter Thalli auf frischen Nährboden, jedoch nur in einzelnen Thalli und oftmals überhaupt nicht.

Die pleurococcoiden Grünalgenanflüge auf Baumrinden werden erneut analysiert, und es wird im besonderen der Unterschied zwischen *Desmococcus* (*Pleurococcus* auct.) und *Apatococcus* herausgearbeitet. Der in verschiedener Hinsicht eigenartige *Apatococcus* wird neu beschrieben, die Fortpflanzungsverhältnisse werden klargelegt.

An zwei Formen von *Mesotaenium caldariorum* wird die innere Architektur der Zelle und ihre Folgen bei der Teilung geschildert. — Ökologisch bemerkenswert ist die Fähigkeit zur Kalkinkrustierung.

Von der primitiven, wahrscheinlich oft verkannten Bangiacee *Phragmonema sordidum* wird ein Coccenstadium beschrieben.

Botanisches Institut der Universität Wien, im Februar 1942.

Literaturverzeichnis.

- BRAND, F., herausg. von S. STOCKMAYER, Analyse der aërophilen Grünalgenanflüge, insbesondere der proto-pleurococcoiden Formen. Arch. f. Protok. **52** (1925). — CARTER, N., Studies on the chloroplasts of Desmids. I, II. Ann. of Bot. **33** (1919). — CHADEFAUD, M., Le cytoplasme des Algues vertes usw. Thèses fac. sci. univ. Paris, Sér. A, Nr. 1572, 1935. — CZURDA, V., Conjugatae, Handb. Pflanzenanat. VI, 2, B, b (1937). — FRITSCH, F. E., The structure and reproduction of the Algae. Cambridge 1935. — GEITLER, L., Über einige wenig bekannte Süßwasserorganismen mit roten oder blaugrünen Chromatophoren. Revue algologique, **1** (1924). — Rhodospira sordida, nov. gen., n. sp. Öst. Bot. Ztschr. **76** (1927). — Beiträge zur Kenntnis der Flechtensymbiose. VII. Arch. f. Protok. **90** (1938). — Eine neue aërophytische Chrysophyce, Ruttnera spectabilis, nov. gen., nov. spec. Int. Rev. Hydrob., Ruttner-Festschrift, 1942a. — Einige selten beobachtete Algen aus Lunz. Ebenda, 1942b. — Neue luftlebige Algen aus Wien (Vorl. Mittlg.). Öst. Bot. Ztschr. **91** (1942c). — Zygorhizidium verrucosum, n. sp., eine neue Chytridiale, und ihre Wirkung auf die Wirtszellen. Arch. f. Protok. 1942d (im Druck). — KAUFFMANN, H., Über den Entwicklungsgang von Cylirocystis. Ztschr. f. Bot. **6** (1914). — KRIEGER, W., Die Desmidiaceen, in Rabh. Krypt.-Flora, **13**, 1933. — NÄGELI, C., Gattungen einzelliger Algen. Zürich 1849. — PASCHER, A., Heterokonten, in Rabh. Krypt.-Flora, **11**, 1939. — PRINTZ, H., Subaërial Algae from South Africa. Kgl. Norske Vid. Selsk. Skr. (1920) 1921. — Chlorophyceae, in Engler-Prantl, Nat. Pfl.-Fam., 2. Aufl., **3**, 1927. — PUYMALY, A. de, Nouveau mode de division cellulaire chez les Conjugées. C. R. Ac. Sci. Paris, **176** (1923). — Recherches sur les Algues vertes aériennes. Thèses fac. sci. univ. Paris, Sér. A. Nr. 991, 1924. — SMITH, G. M., The freshwater Algae of the United States. New York & London 1933. — TREBOUX, O., Die freilebende und die Gonidie Cystococcus humicola in Bezug auf die Flechtensymbiose. Ber. deutsch. Bot. Ges. **30**, (1912). — TSCHERMAK, ELISABETH, Beitrag zur Entwicklungsgeschichte und Morphologie der Protococcale Trochiscia granulata. Öst. Bot. Ztschr. **90** (1941a). — Untersuchungen über die Beziehungen von Pilz und Alge im Flechtenthallus. Ebenda, **90** (1941b). — ZOPF, W., Zur Morphologie der Spaltpflanzen. Leipzig, 1882.

Untersuchungen zur Entwicklungsgeschichte und Physiologie der Plastiden von Laubmoosen ¹⁾.

Von Leopold Bauer.

(Aus dem Botanischen Institut der Universität Jena.)

Mit 23 Abbildungen im Text.

Inhaltsübersicht

	Seite		Seite
I. Einleitung	30	III. Experimentelle Plastidenunter-	
1. Ausgangspunkt und Ziel der		suchungen	46
Arbeit	30	1. Versuche zur Erzielung pla-	
2. Material u. Versuchsanstellung	31	stidenfreier Zellen	46
II. Entwicklungsgeschichtliche Plasti-		a) durch Beschleunigung der	
denuntersuchungen	32	Zellteilung	46
1. Moospflänzchen	32	b) durch Schädigung der Pla-	
a) Blattflügelzellen	32	stiden	47
b) Rhizoidenfilz	34	a. Wachstums- und Teilungsano-	
c) hyaline Wasserspeicherzellen	34	malien durch RbCl	48
d) Farblose Blattspitzen und		β. Degeneration und Reduktion	
Blatthaare	36	der Plastiden durch Wirkung	
e) „Rippe“ von Diplophyllum	38	von Kaliumbichromat, Alka-	
f) Stammscheitelzelle und Ge-		loiden, Hefeextrakt, Druck,	
schlechtszellen	39	Nährstoffmangel, Bakterien-	
2. Protonema	40	stoffen, eigenen Stoffwechsel-	
a) Rhizoiden	40	produkten	53
b) Trennzellen	43	2. Isolierung plastidenfreier	
3. Chondriosomen	45	Zellen	68
		3. Reizphysiologische Beobach-	
		tungen am Protonema	70
		4. Chlorophyllbildung im Dunkeln	73
		IV. Besprechung der Ergebnisse .	74
		V. Zusammenfassung	81

I. Einleitung.

1. Ausgangspunkt und Ziel der Arbeit.

Es war aufgefallen, daß bei Moosen Chlorophylldefekte so gut wie nicht bekannt sind. Variegata Formen sind nicht beschrieben (vgl. RENNER 1934), und die einzige saprophytische, chlorophyllfreie Art ist das vor kurzer Zeit aufgefundene *Aneura*-ähnliche Lebermoos *Cryptothallus* (v. MALMBORG 1933). Das gab Veranlassung, die Plastiden der Moose genauer zu studieren. Als besonders bequem zu handhabendes

1) Dissertation der Mathematisch-Naturwissenschaftlichen Fakultät der Friedrich-Schiller-Universität zu Jena.

Material bot sich das Protonema der Laubmoose dar, und weil das Protonema gewisser Arten im Dunkeln mit Zucker leicht ernährt werden kann, erschienen die Möglichkeiten der experimentellen Behandlung hier besonders vielfältig. Vor allem sollte versucht werden, Zellen mit nicht ergrünungsfähigen Plastiden zu gewinnen und auch ganz plastidenfreie Zellen herzustellen, wie das verschiedene Autoren bei gewissen Algen erreicht haben.

Bevor ich an die experimentelle Beeinflussung der Plastiden heranging, schien es wichtig, zu untersuchen, welchen Veränderungen die Plastiden im normalen Entwicklungsgang bei den Bryophyten unterliegen. Insbesondere waren für unsere Fragestellung die Fälle von Bedeutung, in denen farblose Zellen gebildet werden, sei es als Blatthaare, Blattflügelzellen, hyaline Wasserspeicherzellen, Trennzellen oder Rhizoiden, da frühere Untersucher dieser Organe die Plastiden mitunter wenig oder gar nicht berücksichtigt haben.

2. Material und Versuchsanstellung.

Für die Untersuchungen an Moosstämmchen verwendete ich die bei Jena gesammelten Laubmoose *Bryum argenteum*, *Tortula muralis*, *Grimmia pulvinata* und die im Buntsandsteingebiet bei Stadtröda gesammelten *Dicranum undulatum*, *D. scoparium*, *Sphagnum acutifolium*, *Sph. squarrosum*, *Leucobryum glaucum*, *Polytrichum piliferum* sowie das Lebermoos *Diplophyllum albicans*. Im Februar und März wiesen die Moose günstige Stadien auf. Für die Studien an Protonemen wählte ich *Ceratodon purpureus* und *Funaria hygrometrica*, da sie bei E. u. O. PRINGSHEIM (1935) unter saprophytischer Ernährung das beste Wachstum zeigten. Vor allem wurde *Ceratodon* verwendet, dessen Protonemen in Licht- und Dunkelkulturen bedeutend lebhafter wuchsen als die von *Funaria*.

Buxbaumia indusiata, die sich schon in der Natur stark saprophytisch ernährt, und *Georgia pellucida*, deren farblose Protonemaäste in Gemeinschaft mit Algen aus der Gattung *Coccomyxa* die flechtenähnliche *Botrydina* bildet (JAAG 1933), zwei Arten also, die für die Erzielung farbloser Zellen schon von Natur aus die günstigsten Vorbedingungen mitzubringen schienen, konnte ich nicht in Kultur halten. Es traten die gleichen Schwierigkeiten auf, die schon JANZEN (1912) bei der Kultur von *Georgia* und *Buxbaumia aphylla* nicht zu überwinden vermochte. Nach 10 Tagen wuchsen die ersten Fäden aus und kamen über das Stadium einer Reihe von 7, höchstens 11 auch verzweigten Zellen unter den verschiedensten Kulturbedingungen nicht hinaus. Am besten war die Keimung und das Wachstum auf Rohagar, auf dem ich *Buxbaumia* über 8 Monate unverändert halten konnte.

Für die Stammkulturen ging ich zunächst von Sporen aus, später überimpfte ich Protonemaflöckchen. In Anlehnung an PRINGSHEIM (S. 314) verwendete ich Kulturröhrchen mit Nährlösung oder Schrägagar.

Die Lichtstammkulturen enthielten Nährsalze nach KNOP, und zwar auf 1000 ccm Agar oder Nährlösung 1 g $\text{Ca}(\text{NO}_3)_2$, 0,25 g $\text{MgSO}_4 + 7 \text{H}_2\text{O}$, 0,25 g KNO_3 , 0,25 g KH_2PO_4 , Spuren FeSO_4 . Für die Dunkelstammkulturen auf Agar oder in Wasser wurden in der KNOPSchen Nährsalzkombination $\text{Ca}(\text{NO}_3)_2$ und KNO_3 durch CaCl_2 und KCl ersetzt, der Stickstoff in Form von Asparagin (0,1—0,5%) geboten, das nach PRINGSHEIM (S. 318) eine vorzügliche Stickstoffquelle darstellt, und 1% Glukose zugesetzt.

Wie Vorversuche zeigten, bot doppelt destilliertes Wasser keinen Vorteil gegenüber dem gewöhnlichen destillierten Wasser, deshalb wurde später nur die billige Aqua destillata verwendet.

Die Isolierung kleiner Protonemastücke und einzelner Zellen wurde mit dem Gleitmikromanipulator von Zeiss durchgeführt. Die Zellen wurden mit einer Mikropipette abgesaugt und in hängenden Tropfen in einer feuchten Kammer weiter kultiviert. Diese Kammern wurden aus einem Objektträger, einem 15 mm weiten und 5 mm hohen Metallring und einem Deckglas hergestellt; die Dichtung geschah mit Paraffin-Vaselinegemisch (2:1). Verschiedene Fette, die zum Abdichten ausprobiert wurden, erwiesen sich auch ohne Berührung mit dem Kulturtropfen, offenbar durch Dampfbildung, als giftig.

Für die reizphysiologischen Untersuchungen benutzte ich folgende Versuchsanordnung. Aus einem halben Objektträger wurde ein kreisrundes Loch von 25 mm Durchmesser gebohrt, auf jede Seite der Bohrung ein Deckglas mit Paraffin-Vaseline luft- und wasserdicht aufgesetzt, und in den Kreisausschnitt zwischen den Deckgläsern kam ein Klümpchen Nähragar zu liegen, auf das die Protonemafäden aufgetragen wurden. Die Beschickung der Kämmerchen mit Agar und Protonema fand in einem Impfkasten statt, der ein steriles Arbeiten gestattete. Ein solches Kämmerchen wurde jeweils an das Glasfenster eines Blechkastens innen mit Vaseline angeklebt, so daß es durch ein Horizontalmikroskop zu beobachten und in der senkrechten Ebene drehbar war. Der Kasten wurde mit Wasser gefüllt und durch eine Lampe von oben beleuchtet, die Temperatur durch Anschluß des Gefäßes an die Wasserleitung auf 18° C. gehalten.

Die stärksten Objektive, die verwendet wurden, waren eine 100fach vergrößernde Ölimmersion und eine 90fach vergrößernde Wasserimmersion, beide von Zeiss.

II. Entwicklungsgeschichtliche Plastidenuntersuchungen.

1. Moospflänzchen.

a) Blattflügelzellen.

In jungen Blättchen von *Dicranum undulatum* und *D. scoparium* hatten alle Zellen etwa gleich viele hellgrüne Chloroplasten. Wenn bereits die Differenzierung in weiltumige Blattflügelzellen und schlanke, prosenchymatische Zellen der Blattlamina mit noch dünnen Zellwänden eingetreten war, hatten alle Chloroplasten das gleiche Aussehen und waren etwa halb so groß wie im ausgewachsenen Blatt (Abb. 1a). In etwas älteren Blättchen waren in den Laminazellen mit bereits verdickten Wänden die Chloroplasten auf ihre volle Größe herangewachsen (Abb. 1b₁), während sie in den Blattflügelzellen ihren Ausbildungsstand

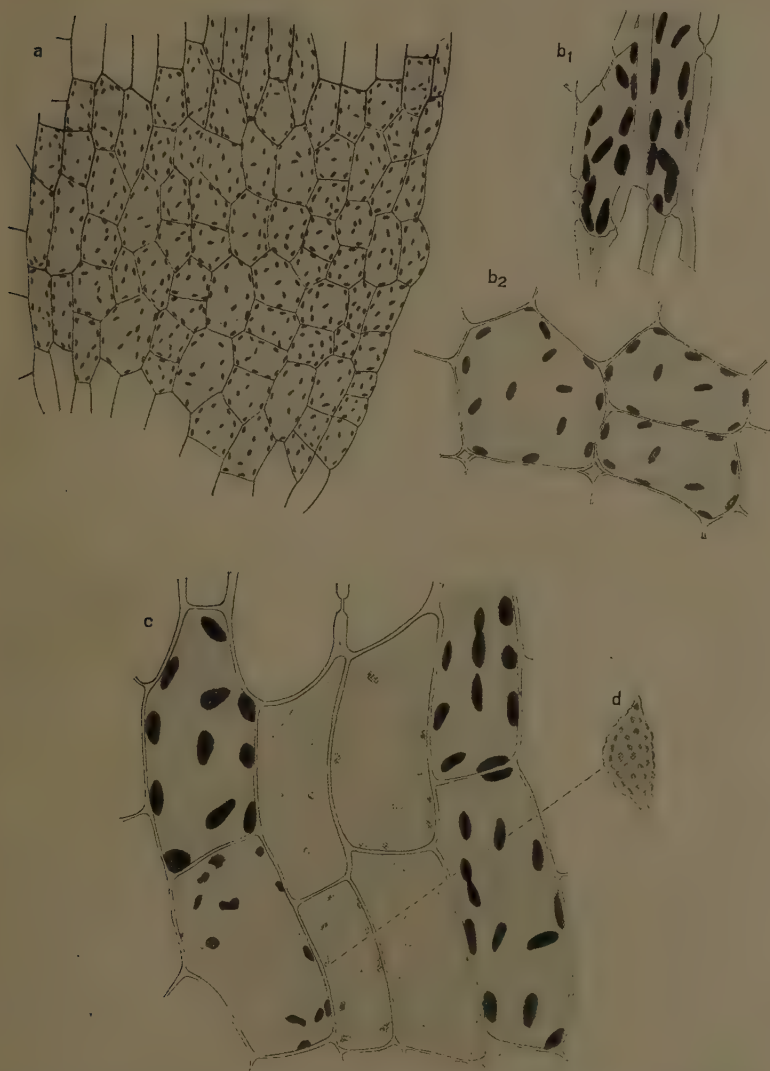


Abb. 1. *Dicranum undulatum*. a Blattflügelzellen mit anschließenden Blattlaminazellen eines sehr jungen Blättchens. b₁ Blattlaminazellen und b₂ Blattflügelzellen eines älteren Blättchens. c Blattflügelzellen eines ausgewachsenen Blättchens. d Einzelne Plastide aus ausgewachsener Blattflügelzelle. Vergr. a 150 ×; b₁, b₂, c 300 ×; d sehr starke Vergr.

zunächst beibehalten hatten (Abb. 1 b₂). Etwas später, wenn die Blättchen sich ausbreiteten, wuchsen auch diese Chloroplasten zur Größe und zum Chlorophyllgehalt der Plastiden des übrigen Blattes heran. Erst verhältnismäßig spät, bei raschem Wachstum in den Blättchen ca. 1 cm unter dem Vegetationspunkt, wurden in einer Zone zwischen Blattrand und Mittelrippe, unter intensiver Braunfärbung der Membranen, die Chloroplasten blasser und kleiner und nahmen unregelmäßige Gestalt an (Abb. 1 c). Schließlich wurde ihre ganze Oberfläche von kleinen gelblichen Lipoidtröpfchen besetzt (Abb. 1 d), die bei weiterem Plastidenschwund zusammenflossen und, allmählich braun werdend, in BROWNSCHER Bewegung in den Zellen umhertanzten. Gleichzeitig wurde das zuerst stark körnige, mit Reservestoffen beladene Plasma (nach mündlicher Mitteilung von Herrn Prof. HERZOG ein Charakteristikum der *Dicranaceen*), das in einem dichten, feinen Netzwerk die gesunden Zellen erfüllte, unter Verschwinden der körnigen Struktur grobmaschig, hyalin, und zuletzt war es optisch nicht mehr nachweisbar. In diesem Zustand ließen sich die Zellen nicht mehr plasmolysieren, offenbar waren sie tot.

b) Rhizoidenfilz.

Der weißliche Filz, der das Stämmchen von *Dicranum undulatum* bedeckt, enthielt in allen lebenden Zellen Chloroplasten, die in jungen Zellen in der Größe und im Chlorophyllgehalt denen in jungen Blättern entsprachen (vgl. Abb. 1 a). Vielfach waren die Plastiden unter Chlorophyllabnahme durch Stärkespeicherung stark angeschwollen und verliehen den Zellen ein weißliches Aussehen.

c) Hyaline Wasserspeicherzellen.

RENNERS Schüler HOLLE (1915) hat nur nach der Entstehung der Löcher in den Zellwänden gefragt, ebenso vor ihm LORCH (1894, 1901).

Sphagnum acutifolium und *squarrosum*. In einem Entwicklungszustand, in dem durch die letzten Zellteilungsschritte die zukünftigen Assimilationszellen von den späteren Wasserspeicherzellen geschieden wurden (Abb. 2 a), hatten alle Zellen ca. 4—6 deutlich ausgebildete, hellgrüne Chloroplasten von durchschnittlich $1,5\mu$ Durchmesser und gleicher Farbintensität. In etwas älteren Blättchen, in denen sich eine Differenzierung der Zellen anbahnte, behielten die Chloroplasten der zukünftigen hyalinen Zellen ihre Größe bei, wurden aber kräftiger grün, während die Chloroplasten der Assimilationszellen mit dem Zellwachstum größer wurden und zugleich an Chlorophyllgehalt zunahmen (Abb. 2, b). Abb. 2 c zeigt Zellen eines jungen Blattes, deren Differenzierung schon

so weit fortgeschritten war, daß einzelne hyaline Zellen bereits ein Loch gebildet hatten. Auf diesem Zustand, dem Endpunkt der Lebens-tätigkeit der hyalinen Zellen, ließen sich in diesen noch sehr deutlich Chloroplasten nachweisen, die über das zu Beginn der Differenzierung erreichte Jugendstadium nicht hinausgekommen waren. Auffällig war der große (ob polyploide?) Zellkern in den hyalinen Zellen. Mit der Plasmakoagulation erfolgte dann eine Schrumpfung der Plastiden. Die Chloroplasten in den Assimilationszellen wuchsen noch weiter heran, so daß sie oft die beiden Längswände der Zellen berührten.

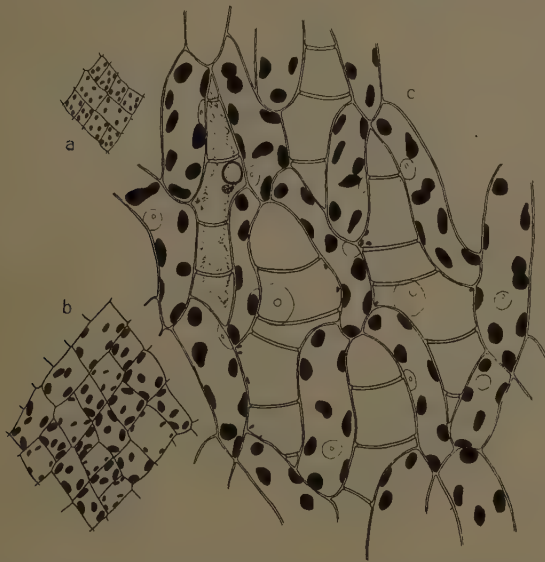


Abb. 2. *Sphagnum acutifolium*. a Zellen eines sehr jungen, b eines älteren Blättchens, c eines noch jungen, aber schon ausdifferenzierten Blattes. 450 \times .

Leucobryum glaucum. In ganz jungen Blättchen, die noch aus einer einzigen Zellschicht bestanden, waren alle Plastiden ungefähr gleich groß, gleich verteilt und hatten gleichen Chlorophyllgehalt. Die Plastiden waren hellgrün und durchschnittlich 1—1,5 μ groß. Die weitere Entwicklung war ähnlich wie bei *Sphagnum*: In den zukünftigen Wasserspeicherzellen blieben die Plastiden auf ihrer jugendlichen Größe stehen, nur die Färbung wurde intensiver und hielt mit der der Assimilationszellen durchaus Schritt. Die Lochbildung von Zelle zu Zelle führte noch nicht zum Zelltod. Zwei Zellen, deren Trennungswand bereits ein

Loch aufwies, ließen deutlich je einen Kern und $1,5\mu$ große Chloroplasten erkennen. Wenn der Protoplast bei der Verbindung der Zelle mit dem Außenmedium koagulierte, schrumpften die Plastiden um $\frac{1}{4}$ bis $\frac{1}{2}$ ihrer ursprünglichen Größe.

d) Farblose Blattspitzen und Blatthare (Glashaare)¹⁾.

Bryum argenteum. Kurz vor Beginn der Differenzierung der farblosen Blattspitzen waren alle Plastiden des Blättchens hellgrüne, etwa 2μ große Chloroplasten (Abb. 3a). Zuerst setzte in den Chloro-

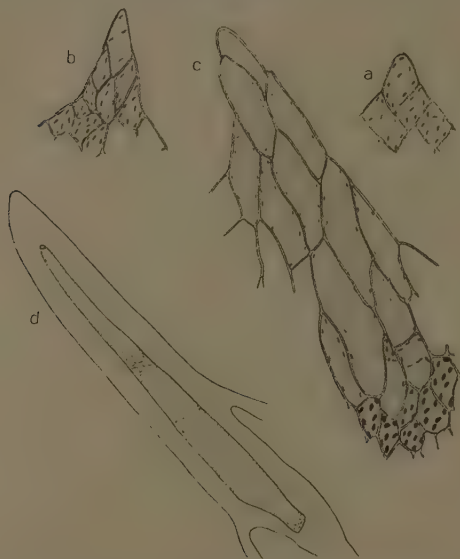


Abb. 3. *Bryum argenteum*. a—c Plastidenentwicklung in der Blattspitze junger Blätter, d Spitzenzelle eines älteren Blattes. a—c 200 \times ; d 450 \times .

plasten der Spitzenzelle, dann in den folgenden Zellen Chlorophyllschwund ein (Abb. 3 b, c), dem bald ein Rückgang der Plastidensubstanz folgte. Mit fortschreitender Zellstreckung und Membranverdickung steigerte sich auch die Plastidendegeneration. Am Endpunkt der Zellgestaltung waren stets noch kleine Leukoplasten als Pünktchen in den Zellen erkennbar (Abb. 3 d). Unmittelbar nach Beendigung der Membranverdickung starben die farblosen Zellen ab.

Die Spitzenzelle des Blättchens stellte mit einsetzender Plastiden- und

Zelldifferenzierung ihre Teilung augenscheinlich ein. Mit der beginnenden Zellstreckung der Spitze ging nämlich eine Membranverdickung einher; eine dünne junge Membran hätte in der Spitzenzelle sofort auffallen müssen, und in ganz jungen Blättchen, die noch alle gleiche Chloroplasten enthielten, habe ich mehrfach Mitosen beobachtet. Weiter: Gerade in frühen Differenzierungszuständen, in denen eine Zellteilung

1) Vgl. dazu GOEBEL 1930, S. 967; LORCH 1931, S. 109 f.

wegen der noch geringen Membrandicke am wahrscheinlichsten wäre, zeigten Spitzenzelle und zweite Zelle Unterschiede im Chlorophyllgehalt.

Tortula muralis. Die Differenzierung der weißen Haarspitzen ging ebenfalls von Zellen aus, die im jugendlichen Zustand Chloroplasten enthielten. Diese unterschieden sich zunächst in Bezug auf Größe, Zahl und Chlorophyllgehalt in nichts von denen der übrigen Blattzellen (Abb. 4 a). Ein Unterschied in der Plastidenausbildung trat erst ein, wenn die Haarspitzenzellen sich streckten und die mächtige Zellmembranverdickung einsetzte, die schließlich das Lumen nur noch als schmalen Strich erscheinen ließ. Hierbei wurden die Chloroplasten nach der Spitze zu kleiner und blasser, nahmen längliche Formen an und waren am Endpunkt der Membranverdickung in den Spitzenzellen als winzige runde oder längliche Körnchen, mit zuweilen noch schwach gelbgrüner Färbung, erkennbar (Abb. 4 b, c, d). Die Plastidensubstanz wurde offenbar mit dem übrigen Zellplasma bei der Ausbildung der mächtigen Membranen verbraucht.



Abb. 4. *Tortula muralis*. a—d Plastidendegeneration bei Blatthaarentwicklung. 200 \times .

Grimmia pulvinata. Die Anlage des Blatthaares wird durch eine Anzahl von Zellteilungen der Scheitelzelle eingeleitet, die das junge Blatt durch zwei Reihen gedrungener, dünnwandiger Zellen schnabelartig verlängern. In diesem Stadium haben sämtliche Blattzellen noch gleichgroße, hellgrüne Chloroplasten in gleicher Verteilung. Bei der nun einsetzenden Zellstreckung und Membranverdickung wurden die Plastiden, in der Spitzenzelle beginnend, kleiner und blasser, und schließlich sind sie nur noch als Pünktchen wahrzunehmen.

Polytrichum piliferum. Die zukünftigen Haarspitzenzellen hatten zunächst die gleichen hellgrünen Chloroplasten wie die übrigen Blatt-

zellen. Und statt bald zu degenerieren, blieben in den ersten Stadien der Zellstreckung die Plastiden unverändert (Abb. 5 a). Im weiteren Verlauf der Zelldifferenzierung nahm ihr zunächst geringer Stärkegehalt mächtig zu: dabei waren sie zunächst noch deutlich grün (Abb. 5b). Je weiter die Zellstreckung fortschritt, desto blasser wurden die stärke-reichen Plastiden (Abb. 5c). Im Gegensatz zu *Tortula* und *Grimmia* war das starke Zellwachstum anfänglich nur mit einer geringen Membranverdickung verbunden. Wenn schließlich die Membranen sich mächtig verdickten, verkleinerten sich die stärkehaltigen Leukoplasten fortschreitend (Abb. 5 d) und waren zum Schluß noch als winzige Stärkekörnchen sichtbar (Abb. 5 e). In den Zellen, in denen das Lumen auf einen feinen Strich zurückgedrängt war, konnten lebende Zellbestandteile nicht mehr nachgewiesen werden.

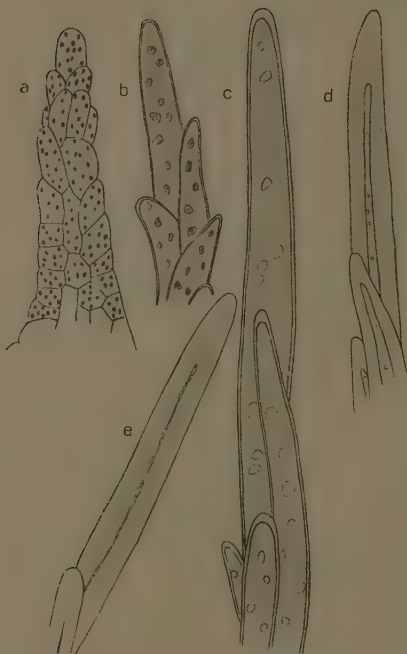


Abb. 5. *Polytrichum piliferum*. Plastidenentwicklung bei der Bildung der Blatthaarspitze. a Chloroplasten hellgrün, b stärke-reich, c große Leukoplasten, stärkereich, d kleine Leukoplasten mit Stärke, e winzige Stärkekörnchen. 200 x.

Die bei *Bryum argenteum* gemachte Feststellung, daß mit Beginn der Differenzierung der farblosen Zellen die Teilung der Scheitelzelle eingestellt wurde, gilt ebenso für die Ausbildung der Blatthaare von *Tortula*, *Grimmia* und *Polytrichum*.

Das Hauptergebnis dieser vergleichenden Untersuchung ist, daß bei den Laubmoosen alle Differenzierung der Plastiden von typischen, ansehnlich großen Chloroplasten ausgeht.

e) „Rippe“ von *Diplophyllum*.

Um auch einen Vertreter der Lebermoose zum Vergleich heranzuziehen, wurde *Diplophyllum albicans* untersucht. Es weist als einziges einheimisches Lebermoos eine Differenzierung des Blättchens in fast

quadratische grüne und helle langgestreckte Zellen der Blattmitte auf, die an die Blattrippenbildung bei Laubmoosen erinnert (vgl. K. MÜLLER, S. 356, Fig. 105).

In einem Entwicklungsstadium, in dem die Zellen noch alle isodiametrisch waren, hatten die Plastiden sämtlicher Zellen eine hellgrüne Farbe und waren etwa 1μ groß. Noch bevor eine morphologische Differenzierung der Zellen eintrat, belud sich die Hälfte der Chloroplasten der Blattmittelzellen mit Stärke und wuchs bis 5μ Größe heran.

Das weißliche Aussehen der Mittelzellen kam folgendermaßen zustande: In allen Zellen des Blattes war die Plastidenzahl die gleiche; aber in den kleinen Zellen waren die Plastiden dicht gepackt, in den langen großen Mittelzellen locker verteilt. Dazu waren ungefähr die Hälfte der Plastiden in den Mittelzellen im ausgewachsenen Blatt in Form stärkeführender großer Leukoplasten, oft von bizarrer Gestalt, ausgebildet (Größe bis 10μ); in den isodiametrischen Zellen waren nur vereinzelte große stärkeführende Leukoplasten neben den Chloroplasten vorhanden. Im ultravioletten Licht des Fluoreszenzmikroskopes zeigte es sich, daß auch die „Leukoplasten“ noch etwas Chlorophyll enthielten.

f) Stammscheitelzelle und Geschlechtszellen.

SAPĚHIN (1915) fand in der Scheitelzelle des Stengels von *Polytrichum* und *Funaria* kleine, aber wohl ausgebildete Plastiden neben Chondriosomen; über den Chlorophyllgehalt sagte er nichts aus. Nach v. LOUT (1931) hat die Scheitelzelle von *Fontinalis* wohl Plastiden aber keine Chondriosomen. MOTTE (1928, S. 334 ff.) sah in den Stammscheitelzellen von *Mnium* und *Hypnum* neben Chondriosomen kleine ei- oder spindelförmige Chloroplasten von wechselnder Größe ($0,3$ bis $3,5\mu$). Dagegen konnte er in der von *Rhynchostegium* nur Chondriosomen aber keine Chloroplasten nachweisen.

Ich untersuchte die Plastiden am Vegetationspunkt bei *Dicranum undulatum*, *Sphagnum acutifolium*, *Leucobryum glaucum* und *Grimmia pulvinata* und fand in allen Fällen Chloroplasten. Bei *Sphagnum* und *Leucobryum* waren die Plastiden fast farblos, aber im U.-V.-Licht war die Rotfluoreszenz des Chlorophylls doch deutlich. Ihre Größe schwankte innerhalb der Zellen und auch von Art zu Art: *Dicranum* $0,5$ — 1μ ; *Sphagnum* $0,4$ — $0,8\mu$; *Leucobryum* $0,4$ — 1μ ; *Grimmia* $0,5$ — $1,2\mu$.

Die Spermatozoiden und die Eizellen der Laubmoose sind ebenfalls von SAPĚHIN (1915) und MOTTE (1928, 1932) eingehend auf Plastiden untersucht worden, die männlichen Gameten auch von WEIER.

Bei *Polytrichum piliferum* fand ich reife Antheridien, die ihre Spermatozoiden gerade entließen. Deutlich sah ich den viel be-

schriebenen Körper, der zunächst als Limosphäre bezeichnet wurde (vgl. die Literatur bei WEIER 1931 b, S. 51 ff.), während ihn SAPĚHIN und WEIER als eine Plastide ansprachen und MOTTE ihn als ein „corps mitochondrial“ auffaßte. Er war etwa 0,5 bis 0,8 μ groß und dicht mit winzigen Stärkekörnchen bepackt. Über die nach den Schilderungen ungewöhnliche Entwicklungsgeschichte dieses Körpers weiß ich nichts zu sagen. Aber im U.-V.-Licht wies er eine zwar sehr schwache, doch unverkennbare Rotfluoreszenz auf, was ebenso wie der Stärkegehalt durchaus für seinen Plastidencharakter spricht.

Auch bei der Untersuchung der Eizellen kamen SAPĚHIN (1915) und MOTTE (1928, S. 422 ff.; 1932, S. 146) zu unterschiedlichen Resultaten über den Zustand der Plastiden. SAPĚHIN betonte, daß bei *Funaria hygrometrica* und *Bryum spec.* auf allen Stadien der Entwicklung große Plastiden und kleine Chondriosomen vorhanden seien. Dagegen meint MOTTE, daß in den jungen Eizellen des gleichen Objektes Chloroplasten praktisch fehlen und dafür Chondrioconten neben Mitochondrien vorhanden seien.

Ich habe mit Sicherheit ebenfalls in der Eizelle von *Funaria hygrometrica* 0,8 bis 1,2 μ große Chloroplasten am Kern sitzend beobachtet.

2. Protonema.

Die farblosen Zelldifferenzierungen, die am Protonema ohne experimentellen Eingriff auftreten, sind die Rhizoiden und die Trennzellen (Tmemen).

a) Rhizoiden.

CORRENS (1899 S. 342) unterschied die Rhizoiden vom Chloronema nach 3 Merkmalen: Stellung der Scheidewände, Chlorophyllgehalt und Membranbeschaffenheit. Beide Ausbildungsformen sind Extreme ein und desselben Gebildes, mit den verschiedensten Übergängen. Im Extrem haben die Rhizoiden schiefe Querwände, blasse, längliche Chloroplasten oder nur Leukoplasten und von einem gewissen Alter ab gefärbte Membranen. WESTERDIJK (1906 S. 3) fügte diesen 3 Merkmalen noch als charakteristisch für Rhizoiden hinzu: 1. Die farblose Spitze ist mit Plasma dicht gefüllt; 2. Seitenäste 1. und 2. Ordnung sind manchmal viel dünner als die Hauptäste.

Nach E. und O. PRINGSHEIM endlich (1935 S. 331) reagieren Rhizoiden immer positiv geotropisch.

Im Rahmen dieser Untersuchung interessiert besonders die Differenzierung der Plastiden bei der Rhizoidbildung unter natürlichen Bedingungen. Dabei sollen die Bedingungen bei der Kultur auf Knopagar als natürlich gelten. Die Kulturen wurden zunächst durch

Sporenaussaaten auf Knopagar oder auf Wasser, mit oder ohne Nährsalzzusatz, gewonnen; Knopagar und Knoplösung verhielten sich gleich, Bei der Keimung traten zwischen den beiden Objekten gewisse Unterschiede auf.

α) *Funaria*.

Die Sporen keimten in allen Fällen, mit und ohne Nährsalz, zuerst mit einem Rhizoid aus, das durch positiven Geotropismus, durch Schlankerwerden des Fadens und durch geringere Zahl der Plastiden gegenüber dem Chloronema charakterisiert war. Diese wurden mit fortschreitender Zellteilung von Zelle zu Zelle kleiner und blasser. Eine solche Plastidenentwicklung, verbunden mit dem Schlankerwerden der Zellen, ging besonders rasch bei der Keimung auf destilliertem Wasser vor sich (Abb. 6); nach 2—3 Tagen war hier das Rhizoid zu 5 oder 6 Zellen ausgewachsen, während der Chloronemaast noch nicht oder gerade erst die Sporenmembran durchbrochen hatte. In der Spitzenzelle der Rhizoiden konnten die Plastiden bis auf eine Größe von $0,8\ \mu$ herabsinken. In den auf Knoplösung oder -agar auswachsenden Rhizoiden nahmen Zahl, Größe und Chlorophyllgehalt der Plastiden gegenüber dem Chloronema zwar ebenfalls ab, aber die Entwicklung machte auf einer bestimmten Differenzierungsstufe halt, und schließlich ging dieser Rhizoidast wieder in Chloronema über.



Abb. 6. *Funaria hygrometrica*. Sporen auf aqu. dest. gekeimt, gezeichnet 5 Tage nach Sporenaussaat, Sporenhülle vernachlässigt. 200 \times .

Es waren also zunächst innere Ursachen, die dem ersten auswachsenden Faden die Tendenz zum Rhizoid mitgaben und die Chloroplastenrückbildung einleiteten. Unter günstigen Ernährungsbedingungen, wie sie die Knop-Nährsalzkombination darstellt, wurde der Einfluß der Spore dann zurückgedrängt.

Funariakulturen gingen auf Knopagar erst dann zur Rhizoidbildung über, wenn sich Stämmchenknospen bildeten, und zwar wuchsen die Rhizoiden nur aus der Basis der Knospen aus. An ganz jungen Knospen traten zunächst Rhizoiden auf, die bei Beginn ihres Auswachsens sich infolge ihres recht hohen Chlorophyllgehalts nur wenig vom Chloro-

nema unterschieden; erst in weiteren Zellteilungsschritten nahm der Chlorophyllgehalt ab. Deutlich war jedoch die positiv geotropische Wuchsrichtung, die Querwände waren schief, und die länglichen Plastiden waren klein, aber zahlreich. Je älter das Moospflänzchen wurde, desto blasser wurden bereits die ersten Zellen der auswachsenden Rhizoiden. Diese hatten stets bedeutend stärkeren Durchmesser als das Chloronema der gleichen Kulturen. Betont werden muß, daß die Differenzierung der Plastiden in den Rhizoiden zu Leukoplasten im Licht vor sich ging. Sie war also von inneren Bedingungen abhängig, wie SCHIMPER (1885, S. 46) annimmt, während CORRENS geneigt war, äußere Einflüsse für die Chlorophyllbildung gelten zu lassen (S. 343). Die Korrelationen mit dem Moospflänzchen sind deutlich: je größer die Knospe und später die Pflanze wurde, desto größer wurde ihr Einfluß auf die Plastidenausbildung der Rhizoiden.

Bei Verzweigungen wurden die Seitenäste erster und weiterer Ordnungen stets schlanker als ihr Mutterfaden (vgl. WESTERDIJK 1906, S. 3). Je schlanker die Zellen wurden, desto mehr gingen Plastidenzahl und -größe zurück. Auch die Stärkebildung, die sehr charakteristisch für die Hauptrhizoiden ist, wurde in den Nebenhizoiden reduziert und verschwand bei andauernder Verzweigung schließlich ganz. Im Gegensatz dazu behielten die Hauptrhizoiden bei fortschreitendem Wachstum ihren Zelldurchmesser und die hohe Zahl und die Größe der schwachgrünen Chloroplasten oder Leukoplasten in der Spitzenzelle bei, zuweilen nahm die Plastidengröße durch Stärkespeicherung sogar etwas zu.

In den Nebenhizoiden höherer Ordnung konnte die Größenabnahme der Leukoplasten recht weit gehen. Vor allem in älteren Kulturen, in denen die Verzweigung der Rhizoiden zu allmählich sehr feinen Fäden fortgeschritten war, waren die Leukoplasten noch wenige, sehr kleine Körnchen von ca. $0,5 \mu$ Größe. Diese feinen Rhizoidfäden waren aber nicht unbegrenzt wachstums- und teilungsfähig, und sie waren auch die ersten Fäden, die in überalterten Kulturen abstarben. Auch im Hauptrhizoidast stellte die Spitzenzelle, wenn er nicht durch Isolierung zur Chloronemabildung gebracht wurde, nach einer gewissen Zeit ihr Wachstum ein, und die nunmehr völlig chlorophyllfreien Leukoplasten (Fluoreszenzprobe) beluden sich mit Stärke. In diesem Zustand waren isolierte Rhizoiden nicht mehr zur Chloronemaregeneration zu bringen. Zuweilen starb die Spitzenzelle ab, und die zweite Zelle setzte durch einige Zellteilungen das Wachstum fort, blieb aber ebenfalls bald stecken.

β) *Ceratodon*.

Die Sporen keimten in allen Fällen, auch auf destilliertem Wasser, als Chloronema, dessen Breite fast den Durchmesser der gequollenen Spore erreichte, und bildeten bei der Keimung nie ein Rhizoid. Die Rhizoidentwicklung, soweit sie von den jungen Moospflänzchen ausging, war dieselbe wie bei *Funaria*. Aber bei *Ceratodon* kommt hinzu, daß die Rhizoidausbildung nicht an das Vorhandensein von Moosknospen oder -pflänzchen gebunden war. Nach einer gewissen Zeit (1 bis 2 Wochen in meinen Kulturen) gingen einzelne Fäden oder Seitenäste unter positiv geotropischer Krümmung in Rhizoiden über. Diese glichen den von jungen Moospflänzchen ausgehenden Hauptrhizoiden, wenn die Spitze eines Chloronemafadens oder eines längeren Seitenastes sich zum Rhizoid umbildete: allmählich wurden die Plastiden blasser, nahmen kleinere, längliche Gestalt an, behielten diese Größe aber (unter Schwankungen durch Stärkespeicherung) bei. Der einzige Unterschied gegenüber den an der Basis der Moospflänzchen stehenden Hauptrhizoiden war, daß sie sich im Durchmesser vom Chloronema kaum unterschieden. Bei ihrer Verzweigung trat die gleiche Plastiden- und Zellveränderung ein wie bei den Hauptrhizoiden von *Funaria*. Wenn dagegen aus dem Chloronema ein Rhizoid als Seitenast entsprang, glich es meist einem Nebenrhizoid 1. Ordnung: der Faden wurde schlanker, die Plastiden kleiner und weniger zahlreich. Auch konnte weitere Verzweigung nach obigem Schema eintreten.

Verzweigten sich die Rhizoiden nur bis zu Seitenfäden 1. Ordnung, dann mußte dieser Faden sehr lang werden, ehe im Verlauf der Zellteilungen die Plastiden zu kleinen Körnchen degenerierten. Vermutlich waren dann schon Nährstoffmangel oder Anhäufung von Abbauprodukten im Substrat an der weiteren Degeneration beteiligt. Erst bei fortschreitender Verzweigung trat jeweils im Seitenfaden ein neuer Degenerationsschritt der Leukoplasten ein, der mit einem Schlankerwerden der Zellen verbunden war.

Bei weiterer Verzweigung konnte die Degeneration der Plastiden so weit gehen, daß sie bei 1000facher Vergrößerung eben noch als winzige Pünktchen in geringer Zahl zu sehen waren. Im Zellplasma der Spitzenzelle ließen sich in einigen Fällen überhaupt keine Inhaltskörper mehr nachweisen.

b) Trennzellen (Tmemen).

Die zweite farblose Differenzierung am Protonema sind die Trennzellen, die durch ihre geringe Länge und die geringe Dicke ihrer Außenwand zum Zerrissenwerden vorgebildet sind und so zu einer

Brutkörperbildung des Protonema führen. Diese Zellen hat CORRENS Tmemen genannt (1899 S. 373). Am Protonema von *Ceratodon* traten sie sehr zahlreich auf, während das aus Sporen gezogene Protonema von *Funaria* keine Tmemen bildete. Am blattbürtigen Protonema kommen allerdings nach CORRENS (S. 377) auch bei *Funaria* Tmemen vor.

CORRENS gibt an (S. 374), daß die Trennzellen bei *Campylopus flexuosus* durch eine Zellteilung entstehen; die Kernteilungsfigur hat er nie gesehen, aber der Ruhekern ist im Tmemen ja gut sichtbar. Die Chloroplasten fand CORRENS in den Tmemen kleiner als in den angrenzenden Zellen; kleiner durch Zurückbleiben auf einem Jugendstadium, nicht infolge wiederholter Teilung. Allmählich sollen die Chloroplasten verblassen und schließlich vom Plasma optisch nicht mehr zu trennen sein.

Auch bei *Ceratodon* kommen Tmemen mit und ohne Chloroplasten vor, und eine entwicklungsgeschichtliche Untersuchung erschien notwendig. Protonemaflocken, die auf frischen Nährboden übertragen wurden, zeigten zunächst keine Neigung zur Tmemabildung. Ebenso wurden bei schwacher Beleuchtung oder in Dunkelkultur nie Tmemen gebildet. Bei guter Beleuchtung entstanden nach etwa 2 Wochen Tmemen; die jungen, sehr kurzen Trennzellen enthielten in der Mehrzahl Chloroplasten, die etwas kleiner als die der Nachbarzellen waren. Nach mehreren Tagen traten immer häufiger junge Trennzellen auf, in denen keine Spur von Plastiden nachweisbar war. Später fand ich in den jungen Tmemen nur noch selten Chloroplasten. Daß allmählich eine immer raschere Chloroplastendegeneration eintrat, war unwahrscheinlich, und genaueren Aufschluß gab die Untersuchung der Vorgänge bei der Zellteilung. Bei Lebendbeobachtung waren die Kernspindeln gut sichtbar; am häufigsten in früher oder später Anaphase. Bei 58 Tmemeteilungen beobachtete ich vier an der Basis der zweiten, 33 an der Basis der dritten, 18 an der Basis der vierten, eine an der Basis der fünften Zelle von der Spitze und zwei in alten Fäden, nach Auswachsen der Mutterzelle zu einem Seitenfaden von 2 bzw. 3 Zellen. Wenn ein Tmemen Chloroplasten mitbekam, waren diese schon während des Teilungsvorganges kleiner als in der Mutterzelle; eine Verkleinerung im Tmemen selbst durch Degeneration oder Teilung fand also nicht statt, worauf schon CORRENS hinwies. Wichtig ist aber, daß häufig die Tmemen schon bei der Zellteilung sicher keine Plastiden mitbekamen.

Vielleicht geht bei *Ceratodon* die Tmemadifferenzierung noch einen Schritt weiter als bei dem von CORRENS untersuchten *Campylopus*

flexuosus. Auch bei *Ceratodon* wurden ja als Vorstufe zur Bildung plastidenfreier chloroplastenhaltige Tmemen abgetrennt. Sie konnten sich in ungestörten alten Kulturen, mit oder ohne Plastiden, beträchtlich strecken und bis zu normaler Zellgröße heranwachsen. Dabei zerriß die primäre Membran, und eine sekundäre wuchs mit dem Protoplasten in die Länge. Diese Streckung hat auch CORRENS beobachtet (S. 376). Ein besonders starkes Längenwachstum eines Tmemas, das sich beim Überimpfen an einer Seite von der Nachbarzelle gelöst hatte, zeigt Abb. 7 auf S. 49. Trotz dem enormen Wachstum war keine Zellteilung erfolgt; Plastiden fehlten völlig. Nie konnte ich beobachten, daß farblose Tmemen sich noch einmal geteilt hätten. CORRENS teilt mit, daß junge Tmemen, die kleine Chloroplasten enthielten, in einigen Fällen wieder zu einem Protonemafaden ausgewachsen seien (S. 347).

3. Chondriosomen.

Die Protonemen von *Ceratodon* schienen besonders geeignete Objekte zu sein, um mit Hilfe der bekannten Chondriosomenfixierungen und -färbungen der Frage näher zu treten, ob die Chondriosomen lediglich Stoffwechselprodukte oder den Plastiden homologe Gebilde sind (vgl. GUILLIERMOND). Denn es standen einerseits Zellfäden zur Verfügung, die seit Monaten nicht mehr gewachsen waren, aber durchaus noch gesund aussahen, andererseits solche, die sich in reger Zellteilung befanden, und schließlich Tmemen, die teilweise völlig plastidenfrei waren.

Fixierung nach RÉGAUD (vgl. v. LOUI 1931) und anschließende Färbung mit Säurefuchsin, und Kurzfixierung nach LENOIR (1926) lieferten gleiche Ergebnisse. Obwohl die Versuche wegen der Kriegsumstände vorzeitig abgebrochen werden mußten, soll das bisher Beobachtete doch schon mitgeteilt werden.

In Zellen aus alten Kulturen konnte ich nur vereinzelte, meist überhaupt keine Chondriosomen nachweisen. In wachsenden Fäden aus frisch überimpften Kulturen war die Verteilung der Chondriosomen sehr unregelmäßig. Sie waren von kleiner kugelig oder etwas länglicher Form und hoben sich durch ihre Färbung deutlich von den Plastiden ab. In manchen Zellen, oft ganzen Fäden, waren neben den Plastiden deutlich zahlreiche Chondriosomen zu erkennen, in anderen Zellen waren nur wenige oder überhaupt keine nachweisbar. Eine Regel oder Gesetzmäßigkeit konnte ich bisher für diese Chondriosomenverteilung nicht finden. Man ist beim Betrachten der Präparate geneigt, anzunehmen, daß der Chondriosomengehalt von der physiologischen Aktivität der Zellen abhängig ist, daß also die Chondriosomen Produkte des Zellstoffwechsels sind (vgl. KABBADA 1940). Ähnlich waren die Befunde in den Tmemen: gleichgültig ob sie Plastiden hatten oder nicht, konnten sie Chondriosomen aufweisen oder völlig frei von ihnen sein. Junge Tmemen, die sich noch strecken konnten, hatten meist mehr Chondriosomen als alte. Die Anwesenheit von Chondriosomen in plastidenfreien Tmemen, also Zellen, die bereits bei der Zellteilung keine Plastiden mitbekommen hatten (s. oben), kann man im gleichen Sinne so deuten, daß Chondriosomen nicht zu Plastiden werden können.

II. Experimentelle Plastidenuntersuchungen.

1. Versuche zur Erzielung plastidenfreier Zellen.

Einzellige Algen lassen vielfach bei rein organischer Ernährung ihr Plastidensystem verkümmern (KÜSTER 1935, S. 55; 1937, S. 279). ZUMSTEIN (1900) beobachtete in Licht- und Dunkelkulturen von *Euglena gracilis* bei reichlicher organischer Ernährung eine reversible Umwandlung der Chloroplasten in Leukoplasten. Die gleiche Beobachtung machten KARSTEN bei *Nitzschia amphioxus* und *N. palea* (1901) und HEINZERLING (1908 S. 14) in Lichtkulturen von *Nitzschia commutata*, die die Plastidenreduktion sogar auf Mineralsalzzagar zeigte.

Verschiedene Autoren erzielten über eine Hemmung der Plastidenteilung sogar plastidenfreie Individuen. CH. TERNETZ (1912) beschrieb eine „hyaline Lichtform“ von *Euglena gracilis*, die in eiweißhaltiger Nährlösung entweder durch Degeneration und Resorption der Chloroplasten oder durch Abspaltung aus chloroplastenarmen Individuen entstanden war. PASCHER (1918 S. 44 ff.) wies darauf hin, daß Apoplastidie durch Teilungshemmung der Chloroplasten bei Flagellaten und Algen lange bekannt sei, und teilte nach eigenen Beobachtungen mit, wie *Chrysarachnion* durch Plastidenverlust farblos wurde. LWOFF und D'RSI (1935), die das völlige Fehlen der Plastiden bei der farblosen *Euglena gracilis*, Rasse D, von TERNETZ bezweifelten, da die Individuen noch Paramylon zu bilden vermochten, beschrieben dafür plastidenfreie Individuen von *Euglena mesnili*, die in über 15 monatiger Dunkelkultur ihre Plastidenzahl wirklich bis zum völligen Verlust reduzierten.

Um am Protonema plastidenfreie Zellen zu erzielen, versuchte ich einerseits, durch Beschleunigung der Zellteilung gegenüber der Vermehrung der Plastiden diese allmählich aus den Zellen zu entfernen, andererseits die Plastiden durch Gifte elektiv zu schädigen.

a) Beschleunigung der Zellteilung.

Durch Ausprobieren verschiedener Nährstoffkombinationen fand ich, daß die Zusammenstellung, wie ich sie für die Dunkelstammkulturen verwendete, im Licht die stärkste Beschleunigung der Zellteilung und des Wachstums gegenüber den Stammkulturen hervorrief. Die Zellteilungsgeschwindigkeit konnte noch durch Zusatz von Hefeextrakt im Verhältnis 1:50 ein wenig gesteigert werden. Als Ausgangskonzentration diente ein Extrakt, der durch Kochen einer gewissen Menge Hefe mit dem gleichen Volumen Wasser gewonnen wurde.

Die Plastidenteilung blieb im Licht zwar etwas hinter dem stürmischen Zellwachstum zurück, aber dafür wurden in der Spitzenzelle des Fadens während der Kernteilung die Chloroplasten stets so verteilt, daß gerade die neue Spitzenzelle vollständig mit Chlorophyll angefüllt war, während die übrigen, oft wenigen Chloroplasten die zweite Zelle erhielt¹⁾. Erst allmählich füllten die älteren Zellen durch nachträgliche

1) Anmerkung bei der Korrektur: HERTZ (1942 b, S. 33) weist kurz darauf hin, daß in den Protonema-Endzellen „die Zellteilung in Bezug auf die Chloroplasten inaequal“ ist.

Plastidenteilungen ihren Chloroplastenbestand auf den normalen Gehalt auf. Bei guter Beleuchtung beteiligten sich auch die zweite und dritte Zelle von der Spitze her an der Zellteilung. Diese trat aber erst ein, wenn die Plastidenvermehrung so weit fortgeschritten war, daß jeweils die obere Zelle vollständig mit Chloroplasten angefüllt werden konnte. Eine Überflügelung der Plastidenteilung konnte also nicht erzielt werden, da ja gerade die Chloroplastenteilung als begrenzender Faktor der Zellteilung auftrat.

Dunkelkulturen, in denen ja die assimilatorische Leistung der Plastiden durch Zuckerfütterung ersetzt war, boten ein durchaus entsprechendes Bild, und auch monatelange Kultur änderte daran nichts: Hier teilte sich immer nur die Spitzenzelle, aber stets wurde bei der Zellteilung die obere Zelle mit zahlreichen, kleinen, meist etwas stärkehaltigen Leukoplasten versorgt, während die untere Zelle erheblich weniger erhielt. Nach monatelanger Kultur konnten aber im Fluoreszenzmikroskop noch immer in der Spitzenzelle geringe Spuren Chlorophyll nachgewiesen werden. Die Größe der Leukoplasten in der Spitzenzelle schwankte zwischen 0,5 und 1 μ . In den älteren Zellen nahmen die Leukoplasten durch Stärkebildung erheblich an Größe zu (vgl. E. u. O. PRINGSHEIM), was oft zu bizarren Deformationen der Plastiden führte. Wie auch die genannten Autoren feststellten, hatten alle Fäden negativ geotropische Wuchsrichtung. Rhizoiden wurden nie gebildet. Wenn mit dem Chloronema bereits Rhizoiden in die Dunkelkultur gebracht wurden, wuchsen sie, gegebenenfalls unter Änderung ihrer Wuchsrichtung um 180°, negativ geotropisch weiter.

Wurde die Zuckerzugabe zum Zweck einer gewissen Plastidenhemmung auf ein Minimum reduziert, so änderte sich das Verhalten der Spitzenzelle nicht, nur wurde nach Verbrauch noch vorhandener Reservestoffe die Zellteilungsrate geringer.

Der Weg über die Beschleunigung der Zellteilung zur Plastidenverminderung der Zellen führte also nicht zu dem gewünschten Ziel. *Funaria* verhielt sich wie *Ceratodon*, nur hatte *Ceratodon* unter gleichen Kulturbedingungen ein bedeutend schnelleres Wachstum.

b) Schädigung der Plastiden.

KÜSTER hat in seiner Pathologie der Plastiden (1937) eine umfassende Darstellung aller bisher bekannten pathologischen Plastidenveränderungen gegeben. Die meisten konnten für meine Fragestellung ausgeschieden werden: Für viele stand von vornherein fest, daß sie mit dem Absterben der Zellen verbunden waren; andere führten nur zu einer abnormen Gestalt, ohne eine erkennbare Schädigung der Plastiden herbeizuführen; oft waren Veränderungen nur an bestimmte Zellen gebunden; oder

die Ursache ihrer Entstehung lag nicht klar, und ihre Hervorrufung war experimentell nicht zugänglich. LÄRZ (1942) beschrieb in einer von STRUGGER angeregten Untersuchung eine Reihe pathologischer Erscheinungen an Plastiden, die experimentell zuverlässig reproduzierbar sind. Die spezifischen Plastidengifte, die er benutzte, riefen keine unmittelbare Plasmanschädigung hervor, sie schienen für meine Zwecke also besonders geeignet zu sein. Alle Hinweise auf die Untersuchungen von LÄRZ beziehen sich auf mündliche Mitteilungen des Autors; seine Arbeit war noch nicht erschienen, als die vorliegende Abhandlung zum Druck gegeben wurde¹⁾.

Ich will die von mir benutzten Gifte entsprechend den Plastidenveränderungen, die sie hervorrufen, einteilen in solche, die

1. Wachstums- und Teilungsanomalien bewirken,
2. Eine Plastidendegeneration und -reduktion herbeiführen.

Die Erscheinungsformen der Degeneration, die ich an meinen Objekten beobachtete, Reduktion, Entmischungsercheinungen und Stromaschädigung, sind häufig Stufen einer Degenerationsreihe und nicht immer streng auseinander zu halten. Auch waren oft Reduktion und Teilungshemmung miteinander verknüpft, oder Wachstumsabnormitäten kamen mit Degenerationsercheinungen vor. Die Einteilung der Beeinflussungsmittel erfolgte daher nach ihrer Hauptwirkung.

a) Wachstums- und Teilungsanomalien der Plastiden durch RbCl.

LÄRZ hatte durch einen Zusatz von $\frac{1}{100}$ Mol RbCl zu 1 Liter Kulturflüssigkeit bei *Helodea* und *Myriophyllum* Riesenplastiden in den Zellen erhalten. Diese entstanden dadurch, daß zwar das Wachstum der Chloroplastensubstanz nicht wesentlich gestört, aber die Teilung gehemmt und unregelmäßig war. So gingen bei der Plastidenteilung aus der Mutterplastide keine gleichgroßen Teilstücke hervor, sondern es wurden nur ganz kleine Tochterplastiden abgeteilt; vielfach blieb die Teilung wohl überhaupt aus. Nach einer gewissen Kulturzeit konnten Zellen auftreten, die nur einen einzigen großen Chloroplasten aufwiesen.

Ich versuchte nun, in meinen Objekten die gleiche Wirkung zu erzielen, um schließlich einmal eine Abtrennung einer plastidenfreien Zelle zu erreichen. Ich gab daher zu den Dunkel- und Lichtkulturen RbCl in einer Konzentration von $\frac{1}{100}$ Mol pro Liter Substrat hinzu.

Lichtkulturen: Zunächst schien überhaupt keine Wirkung auf die Plastiden auszugehen. Erst nach etwa 10 Wochen traten in einzelnen Fäden von *Ceratodon* auffallend große Plastiden, zuweilen in Semmelform, auf. Aber ihre Anzahl nahm nicht ab, so daß die Zellen oft mit mehrfach gefalteten Plastiden vollgestopft waren. Die Spitzenzellen hatten jedoch auch in diesen Fäden Plastiden von normaler

1) Anm. b. d. Korr.: Während der Drucklegung dieser Abhandlung konnte die Arbeit von LÄRZ (Flora 135, S. 319—355) verglichen werden. Abweichungen des Textes gegenüber den früheren Mitteilungen ergaben sich nicht.

Größe. In anderen Fäden hatten die Chloroplasten ihre Granastruktur verloren und sich zu glänzenden, grünen Kügelchen kontrahiert; nicht selten wiesen einzelne Chloroplasten eine seitliche Vakuole auf. Noch nach einem halben Jahr war der Zustand der Plastiden unverändert; selten, aber

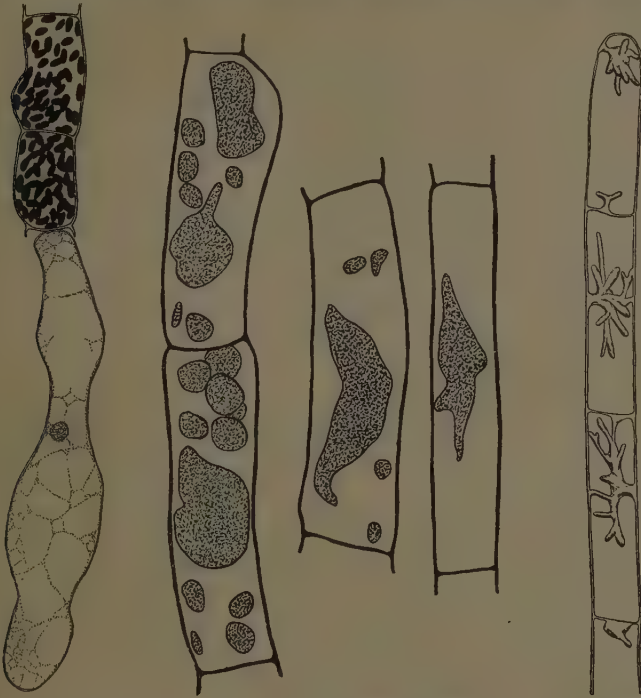


Abb. 7. *Ceratodon purpureus*. Sekundäres Längenwachstum eines Tmema. Auch alle folgenden Abbildungen beziehen sich auf *Ceratodon*.

Abb. 8. Zellen mit Riesenchloroplasten nach RbCl-Behandlung.

Abb. 9. Membranwucherungen in RbCl-Kulturen. 250 \times .

doch mit einer gewissen Regelmäßigkeit, kam es zur Ausbildung von Riesenchloroplasten, die zuweilen sogar in Einzahl je Zelle vorhanden waren (Abb. 8).

Bei *Funaria* fand ich nach einem halben Jahr ebenfalls regelmäßig einzelne Fäden, die wenige bis einen Riesenchloroplasten meist mit einigen normalen Chloroplasten enthielten.

In einem einzigen Präparat von *Funaria* beobachtete ich folgende pathologische Entwicklungsreihe: Zunächst waren in den Zellen die Chloroplasten homogen, ohne Granastruktur. In den folgenden Zellen

des Fadens bzw. der Seitenäste wurden sie streifig. Die farblosen Bezirke zwischen den Chlorophyllstreifen nahmen an Größe zu, und in den weiteren Zellen blieb die Chlorophyllsubstanz immer mehr hinter den farblosen Bezirken zurück. Schließlich rundeten sich die zunächst noch länglichen, spindelförmigen grünen Streifen ab, und nun lag das Chlorophyll in größeren oder kleineren Tröpfchen im Stroma. In den Spitzenzellen waren auch diese chlorophyllführenden Tröpfchen in weiteren Zellteilungsschritten zurückgegangen, so daß zuweilen ein einziger größerer oder kleinerer grüner Tropfen im farblosen Stroma lag. Auffallend war, daß diese fortschreitende Plastidendifferenzierung von einem Schlankerwerden der Zellen begleitet war, so daß die Spitzenzelle, je nach dem Stand der Plastidenentwicklung, sehr schmal werden konnte. Auch die Zahl der Plastiden wurde von Zelle zu Zelle rasch verringert.

LÄRZ fand bisweilen in seinen RbCl-Kulturen von *Helodea densa* ebenfalls das Chlorophyll in wenigen großen Herden innerhalb der Plastide lokalisiert; er hielt diese großen chlorophyllführenden Tropfen für echte Grana und deutete diese Erscheinung als eine Hemmung der Granateilung durch RbCl.

Anscheinend waren die Vakuolenbildung und die Entmischungserscheinungen bei *Funaria* keine primären Rb-Wirkungen. Ich möchte sie eher auf den Einfluß von Abbauprodukten zurückführen, die sich bei langer Kultur im Substrat anhäufen. Auch bei LÄRZ traten diese großen „Grana“ nur auf, wenn die Kulturflüssigkeit monatelang nicht gewechselt wurde. Wenn ich das Substrat oder die Lösung häufig erneuerte, war auch bei monatelanger Kultur keine Plastidenveränderung zu erzielen, auch dann nicht, wenn die Ca-Konzentration auf ein Minimum reduziert wurde, die nach LÄRZ der Rb-Wirkung entgegenwirkt. Nur das Protonemawachstum war dann gehemmt.

In den RbCl-Kulturen von *Funaria* und *Ceratodon* traten die gleichen wohl aus Pektin bestehenden Wandverdichtungen auf, die MACKE (1939) nach Boratbehandlung und LÄRZ in Chromat- und Rutheniumrot-Kulturen in den Zellen von *Helodea canadensis* beobachteten. Gewöhnlich hatten sie die Form von mehr oder weniger hohen Kuppen, die von der Membran in das Zellinnere vorwuchsen, zuweilen aber, besonders in Lösungen, die außer $\frac{1}{100}$ Mol RbCl pro Liter die Nährsalze in sehr großer Verdünnung enthielten, konnten bizarre Formen dieser Auswüchse entstehen. Häufig saß dann auf einem verhältnismäßig dünnen Stiel ein verzweigtes Bäumchen aus Membransubstanz, das meistens die gegenüberliegende Zellwand berührte (Abb. 9). Diese Membranauswüchse standen wohl in Zusammenhang mit der starken Wachstumshemmung

durch RbCl , die bei stark verdünnten Nährsalzlösungen sogar zum vollständigen Wachstumsstillstand führte. Alle Zellen, auch die Spitzenzelle, wiesen derartige, mit der Zeit sich intensiv braun färbende, Membranwucherungen auf und hatten meist einen übermäßigen Stärkegehalt.

Dunkelkulturen: Sehr charakteristisch war, daß das Plasma eine stark körnige Struktur hatte. Sie trat bereits nach einigen Tagen auf und war mit einer starken Erhöhung der Plasmaviskosität verbunden: bei Plasmolyse mit

einer molaren KNO_3 -Lösung hob sich der Protoplast nur langsam als verkleinertes Abbild der Zelle von der Membran ab, und erst nach 1—2 Stun-



Abb. 10. Kugelprotonema aus Dunkelkultur mit RbCl -Zusatz. 50 \times .

Abb. 11. Einzelne Zellen aus einem Kugelprotonema. 360 \times .

Abb. 12. Vorstufen der Kugelprotonembildung. 250 \times .

den Plasmolyse rundete sich das Plasma meist unvollständig ab. Die Leukoplasten in jungen Zellen waren nur sehr schwer, in den Spitzenzellen überhaupt nicht von diesen Plasmakörnchen zu unterscheiden; nur mit Jod konnten sie durch ihren Stärkegehalt nachgewiesen werden. Besonders aber in alten Zellen des Fadens fand eine erhebliche Stärkeanhäufung statt, die die Leukoplasten zu mächtigen Stärkeklumpen werden ließ. Diese waren dann trotz der körnigen Plasmastruktur gut zu erkennen.

Nach vier Monaten waren die Fäden etwa auf das Vierfache der Ausgangslänge gewachsen, und zahlreiche Fäden zeigten im neuen Zuwachs Riesenleukoplasten, deren Größe durch Stärkeanhäufung den Zelldurchmesser erreichen konnte. Vereinzelt lag aber nur ein einziger Riesenleukoplast in der Zelle, und auch die Jodprobe wies keine kleinen Leukoplasten mehr nach, die unter den Plasmakörnchen verborgen gewesen wären. Aber auch in diesen Fäden hatten die Spitzenzellen immer zahlreiche, kleine, stärkehaltige Leukoplasten, und bei der Zellteilung enthielt die zweite Zelle entsprechend weniger Plastiden.

Während die Wachstumshemmung im Licht zu seltsamen Membranwucherungen führte, war für die RbCl-Dunkelkulturen eine andere Hemmungserscheinung charakteristisch: die Chloronemaflöckchen wandelten sich in ein Knäuel aus lauter kugelig aufgetriebenen Zellen um (Abb. 10 u. 11). Diese „Kugelprotonemen“ entstanden in der Weise, daß die alten aus der Normalkultur übertragenen Zellen durch nachträgliche Teilung ohne Wachstum sich in mehrere, kurze Zellen zerlegten und diese sich dann kugelig abrundeten (Abb. 12). Nach etwa einem halben Jahr, wenn die Nährstoffe aufgebraucht waren und ein allgemeiner Wachstumstillstand eintrat, wandelten sich die in der RbCl-Kultur neugewachsenen Fäden ebenfalls in Kugelprotonemen um. Die kugeligen Zellen konnten anfangs im Licht oder im Dunkeln wieder zu gewöhnlichem Protonema auswachsen, wenn man sie in normale Kulturlösung zurückbrachte. Später trat eine mächtige, gleichmäßige Membranverdickung ein (Abb. 11), und auf diesem Stadium, das an die Palmellen der Algen erinnert, wuchsen die Zellen nicht mehr zu normalen Zellen aus, sondern gingen auch bei guter Ernährung nach einiger Zeit zugrunde.

Ich schnitt mehrere Zellen mit Riesenplastiden aus ihren Fäden heraus und kultivierte sie im hängenden Tropfen unter dauernder Beobachtung weiter. 5 Zellen stammten aus Licht-, 15 aus Dunkelkulturen; die Versuche verliefen alle gleichsinnig. Die Isolierung erfolgte so, daß ich an einer Seite der Versuchszelle noch ein paar Zellen mit kleineren Plastiden hängen ließ. Es war nicht möglich, diese Zellen mit den Riesenplastiden zur weiteren Entwicklung zu veranlassen. Die Leukoplasten aus den Dunkelkulturen ergrünten zwar nach 3—4 Tagen im Licht, und die körnige Plasmastruktur ging zurück, aber eine Zellteilung trat nie ein. Dagegen wuchsen meist die Nachbarzellen mit noch kleineren Plastiden zu normalen Protonemafäden aus. Zwei bis drei Wochen blieben die Zellen mit Riesenplastiden im Kulturtropfen am Leben, dann starben sie ab.

β) Degeneration und Reduktion der Plastiden.

Kaliumbichromatwirkung.

Die Wiederholung der Versuche von KLEBS (1888) und LÄRZ (1942) ergab, daß mit der Reduktion der Plastiden ein Wachstumsstillstand der betreffenden Zellen verbunden war. Jüngere Zellen waren widerstandsfähiger als alte. Die Spitzenzelle konnte anfangs sogar noch ohne Plastidenschädigung weiter wachsen, während die Plastiden der folgenden Zellen schrittweise degenerierten. Nach einer Woche stellte die Spitzenzelle ebenfalls ihr Wachstum ein, und ihre Plastiden verfielen der Rückbildung. Am Endpunkt der Degeneration ließen sich die Zellen nicht mehr plasmolysieren, und die kleinen, rotbraunen Plastiden tanzten im ganzen Bereich der Zelle umher. In diesem Zustand gelang auch keine Chloroplastenregeneration mehr. Die Zellen waren jedenfalls tot.

Alkaloidwirkung.

LÄRZ beobachtete nach Einwirkung einiger Alkaloide bei gleichzeitiger Bestrahlung eine vakuolige Degeneration, seltener eine Aufblätterung der Chloroplasten. Die Konzentrationen betrugen für Atropin 1:500, für Nikotin 1:2000, für Kokain 1:5000 und für Coniin 1:30 000. Nach LÄRZ wurde die Plastidengrenzschicht (vgl. über diese auch WEIER 1938, S. 104) durch die Alkaloide gedichtet, und der bei der Assimilation gebildete Zucker, der die Membran nicht passieren konnte, bewirkte auf osmotischem Wege eine Aufblähung des Chloroplasten. Eine Weiterkultur nach Alkaloideinwirkung versuchte LÄRZ nicht.

Ich benutzte für die Vakuolisierungsversuche meist die von LÄRZ angegebenen Konzentrationen, doch Kokain in der Verdünnung 1:500. Protonemaflöckchen wurden in kleinen Schälchen unter Alkaloideinwirkung mit 5000 Lux bestrahlt. Die erzielten Bilder waren bei allen vier Alkaloiden etwa gleich (Abb. 13). Nur die Vakuolenbildung als Endzustand trat nach verschiedener Einwirkungs- und Bestrahlungsdauer auf. Die Versuchsdauer war auch für die einzelnen Alkaloide nicht konstant, sondern abhängig vom Zustand der Plastiden. Stärkereiche Chloroplasten bildeten nur schlecht oder überhaupt keine Vakuolen, sondern quollen nur mehr oder weniger auf. Plastiden der wachsenden Spitzenzellen gingen nur langsam zur Vakuolenbildung über. Ganz besonders rasch ging die Vakuolisierung vor sich, wenn die Plastiden schon vor der Alkaloidbehandlung durch ihre gelblich-grüne Farbe und kugelige Abrundung auffielen. Atropin bewirkt meist nach etwa 1½ Stunden Einwirkung im Licht, Nikotin nach 2 Stunden und Kokain und Coniin erst nach 2½ bis 3 Stunden eine ausgeprägte Vakuolisierung. Meist brachen die Vakuolen von innen heraus, selten hob sich nur eine Pla-

stidenmembran vom Stroma ab, wie es LÄRZ für seine Nikotinversuche als typisch beschrieb.

Die einzelnen Etappen der Plastidenentwicklung bis zur völligen, vakuoligen Degeneration waren bei 900-facher Vergrößerung gut zu beobachten, wenn man das Protonema auf einem hohlgeschliffenen Objektträger in Alkaloidlösung dauernd kontrollierte. Für diese Untersuchung wählte ich Atropin:

Nach 15 Minuten noch keine Änderung der Struktur; die länglichen Chloroplasten und die semmelförmigen Teilungsstadien etwas zusammengezogen.

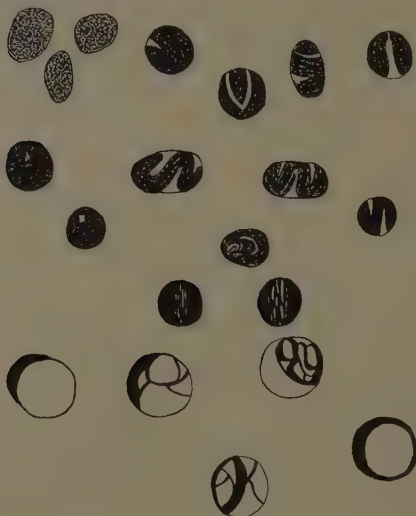


Abb. 13. Plastiden des Protonema von *Ceratodon* nach Bestrahlung unter Alkaloidwirkung. Gruppe links oben normale Chloroplasten zum Größenvergleich. 800 \times .

30 Min.: weitere Plastidenabrundung. Die von der Schmalseite sichtbaren Chloroplasten mit feiner bis gröberer Streifenbildung. Geringe Quellung; Granastruktur verschwunden. Vereinzelt in der Chloroplastenoberfläche ein Riß oder ein dreieckiges oder viereckiges „Fensterchen“ (Abb. 12), durch das man in ein farbloses Inneres hineinsehen kann.

50 Min.: Chloroplasten mit groben Streifen, die zu länglichen Schlitzen auseinanderweichen können.

60 Min.: Alle Chloroplasten kugelig abgerundet, mit breiten bis schmalen grünen Streifen, dazwischen mit farblosen Bezirken. An diesen Stellen konnte man oft durch den ganzen Chloroplasten hindurchsehen. Die Streifen meist gerade, aber auch oft schlangenförmig gekrümmt (Abb. 13).

75 Min.: Die Quellung erheblich verstärkt, die chlorophyllführenden Streifen auseinanderweichend. In einzelnen Chloroplasten hatte sich das Stroma mit dem Chlorophyll teilweise als Ring oder Netz, seitlich an eine große Vakuole angelegt (Abb. 13).

80 Min.: Fast alle Chloroplasten zu großen Vakuolen mit anliegendem Stroma und Chlorophyll degeneriert. Diese letzte Phase der Entwicklung verlief sehr rasch im Vergleich mit den vorhergehenden Stufen. Sie setzte sprunghaft ein und führte innerhalb 15 bis 20 Sekunden zur endgültigen Vakuolengröße, die sich auch nach stundenlanger Einwirkung nicht mehr änderte.

Die gleiche Entwicklungsreihe stellte ich auch für Nikotin, Kokain und Coniin fest, nur die Zeiten waren verschieden.

Brachte man die Chloronemaflocken, die eine derartige Chloroplastendegeneration aufwiesen, in Knop-Nährlösung, so ging nach einem Tag die Vakuolenbildung zurück; aber die streifigen Strukturen blieben noch erhalten. Nach 6 Tagen waren die Chloroplasten dick mit Stärke beladen, und im Plasma und in der Vakuole lagen glänzende Lipoidtröpfchen. Junge Seitenfäden waren ausgewachsen, deren Zellen wieder normale Chloroplasten mit Granastruktur enthielten. Die ersten, zunächst noch gehemmt auswachsenden Zellen hatten sehr stärkereiche Chloroplasten. Im weiteren Verlauf der Zellteilung nahm aber der Stärkegehalt der Spitzenzelle wieder ab. Diese Plastidenschädigung, so schwer der Eingriff in die Struktur erscheint, ist also durchaus reversibel.

Wurden die Chloronemaflocken in der Alkaloidlösung weiter kultiviert, so war die Lebensdauer der Kultur von der Beleuchtungsintensität abhängig. Bei starker Beleuchtung (5000 Lux) starben die Zellen rasch ab; die Plastiden lösten sich entweder auf oder tanzten noch wochenlang nach Chlorophyllverlust als kleine Leukoplasten mit Vakuolen in der nicht mehr plasmolysierbaren Zelle umher. Bei schwacher Beleuchtung oder im Dunkeln konnte das Chloronema noch wochenlang am Leben erhalten bleiben; die Vakuolen verschwanden, aber die Chloroplasten behielten ihre Streifenbildung, das Wachstum war völlig eingestellt.

Ich führte dann die Weiterkultur unter dauernder Einwirkung noch weiter verdünnter Alkaloidlösung durch:

Atropin und Kokain: Beide Alkaloide setzte ich der Knop-Lösung im Verhältnis 1:5000 und 1:50000 zu. Sie verhielten sich etwa gleich.

Nach 3 Tagen war ein Wachstum festzustellen. In der schwachen Konzentration war es weniger gehemmt als in der stärkeren. Die neu auswachsenden Fäden waren aber auffallend schmal, etwa $\frac{1}{2}$ mal so breit wie der Mutterfaden, die Plastiden jedoch ohne äußere Veränderung.

Nach 6 Tagen alle neuen, schmalen Seitenäste mit zunehmend kleiner und blasser werdenden Plastiden, diese, auch die der alten, überimpften Zellen, stärke-reich, der Stärkegehalt in der geringeren Giftkonzentration geringer. Die neuen Äste hatten in der Mehrzahl wie Rhizoiden positiv geotropische Wuchsrichtung.

Nach 9 Tagen der Unterschied zwischen den beiden Konzentrationen deutlicher: In den Röhrchen mit Atropin 1:5000 kein wesentlicher Wachstumsfortschritt, die Endzellen der neuen Fäden fast farblos, die äußerst blassen, kleinen Plastiden zuweilen mit wenig Stärke. Dagegen in Atropin 1:50000 Rückbildung zum Chloronema; nur noch wenige Äste mit Plastidenänderungen. In den Kokainkulturen war nach der gleichen Zeitspanne in beiden Konzentrationen ebenfalls eine Umbildung in normales Chloronema eingetreten. Nach 14 Tagen auch in Atropin 1:5000 Chloroplastenregeneration; die ehemals farblosen, schlanken Äste schollen keulenförmig an und wuchsen, noch etwas gehemmt, mit dem neuen Durchmesser als Chloronema weiter. Beim Überimpfen dieser Fäden in eine frische Nährlösung

mit der gleichen Atropinkonzentration degenerierten die Plastiden nicht von neuem; das Chloronema hatte sich wohl auf das Gift eingestellt.

Coniin 1:50000: Deutlich war das Wachstum gehemmt. Nach 6—9 Tagen aber zahlreiche aus etwa 5—7 Zellen bestehende Seitenfäden ausgewachsen, diese nach der Spitze zu schlanker und ihre Plastiden von Zelle zu Zelle blasser. Die neu ausgewachsenen Fäden nach der Spitze zu in steigendem Maße mit Vakuolen in den Plastiden (Abb. 14 b): je blasser die Plastiden, desto mehr Vakuolen, in den Endzellen die Plastiden nur noch schaumige Flöckchen, die aber auch bei Berührung niemals verschmolzen. Hatten die Plastiden diesen Zustand erreicht, trat völliger Wachstumsstillstand ein. Auffällig war, daß sämtliche neuen Äste diese Entwicklung zeigten und meist positiv geotropisch wie Rhizoiden wuchsen, wie mit der Lupe leicht festzustellen war: Die Chloronemafäden, die in die Nährlösung über-

tragen wurden, schwammen zum Teil an der Oberfläche, und nach einigen Tagen konnte man erkennen, wie, auch bei seitlicher Beleuchtung, die neu ausgewachsenen Fäden senkrecht nach unten in die Lösung wuchsen. Die Chloroplasten aus alten, überimpften Zellen zeigten seltsame Wachsanomalien (Abb. 14 a).

Nach 14 Tagen die Vakuualisation merklich zurückgegangen, ohne Wachstumsfortschritt.

Nach etwa 4 Wochen hatten die Plastiden der meisten Fäden ihre Vakuolen ganz verloren, und das Chlorophyll bildete sich neu. Die Fäden wuchsen, wenn auch stark gehemmt, als Chloronema weiter, und die Wuchsrichtung stellte sich mehr und mehr positiv phototropisch auf die Lichtquelle ein. In



Abb. 14. Plastiden aus einer Knop-Kultur mit Coniin-Zusatz 1:50000. Sehr stark vergr.

alten Zellen zeigten einzelne Chloroplasten Chlorophyllentmischung bis zur Bildung weniger großer Tropfen (Abb. 14 c).

Coniin 1:100000: Auch hier wuchsen alle Fäden rhizoidähnlich mit blasser werdenden Plastiden sehr schlank aus. Schiefe Querwände, wie bei charakteristischen Rhizoiden, traten aber bei beiden Konzentrationen nicht auf. Die Plastiden waren nur selten vakuolisiert. Nach etwa 6 Tagen vorübergehender Entwicklungsstillstand, nach 9 Tagen die Plastiden wieder grün werdend. Unter lebhafter Chloroplastenteilung schwoh dann die Spitzenzelle keulenförmig an, und das Wachstum ging langsam mit dem neuen Querschnitt weiter. Nach 4 Wochen Vakuolen nur noch gelegentlich an Chloroplasten alter Zellen.

Wie in den Atropin- und Kokainkulturen hatte eine Gewöhnung an die Giftwirkung des Coniins stattgefunden.

Nikotin: Zwischen den Konzentrationen 1:10000 und 1:100000 nur geringe Unterschiede.

Nach 6–9 Tagen noch kaum ein Wachstumsfortschritt. Die neuen Seitenäste nicht wesentlich schmaler als die Mutterfäden. Bei Verzweigungen zeigten sich die gleichen Veränderungen wie in Coniin 1:50000, vor allem Blasserwerden der Chloroplasten.

Aber auch in den fast farblosen Spitzenzellen war im U.-V.-Licht noch deutlich Chlorophyll nachzuweisen. Die Rotfluoreszenz nahm nicht in gleichem Maße wie der Chlorophyllgehalt ab; noch in sehr blassen Zellen war die Intensität der Rotfluoreszenz kaum geringer als in normal grünen. Das spricht für die Auffassung von SEYBOLD und EGLE (1940), daß das Chlorophyll im Chloroplasten in zwei verschiedenen Zuständen vorhanden ist und daß die Hauptmenge in einer nicht-fluoreszierenden Phase vorliegt. — Mit steigendem Chlorophyllverlust zunehmende Vakuolisierung, bis zur Bildung feiner, schaumiger, aber nicht verschmelzender Flöckchen in der Spitzenzelle. Das Wachstum war auf diesem Stadium völlig eingestellt. Noch 4 Wochen war die Vakuolenbildung in vielen Plastiden wieder verschwunden, dafür waren aber in fast allen Plastiden, auch in denen der alten, überimpften Zellen die beschriebenen mannigfachen Veränderungen vor sich gegangen.

Die pathologischen Erscheinungen lassen sich in 4 Typen zusammenfassen: 1. Chlorophyllschwund; 2. Chlorophyllverlagerung, die als Streifenbildung eine Vorstufe späterer Vakuolisierung ist oder in anderer Form später zur Bildung großer „Grana“, richtiger großer Tropfen führt; 3. vakuolige Degeneration mit wenigen bis vielen Vakuolen; 4. abnorme Wuchsformen.

Die Chlorophyllverlagerungen innerhalb der Plastiden zeigten eine sehr mannigfache Ausprägung, so daß man auf eine nicht ganz einheitliche Entstehungsweise der Endstadien, die als große Entmischungstropfen auftraten, schließen muß. Primär ging wohl in allen Fällen eine Schädigung der Stromastruktur voraus:

In einer Reihe von Fällen wurde das Stroma stark zerklüftet und damit das Chlorophyll in zahlreiche kleine Portionen zerteilt (Abb. 15e). Das Chlorophyll floß in diesen kleinen Chlorophyllherden, wohl in Lipoiden gelöst, zusammen und rundete sich bei weiterer Stromadegeneration zu großen Tropfen ab (Abb. 15f; 16h). Für die Plastiden, in denen diese Tropfen in Einzahl oder in geringer Zahl (Abb. 16b, c, d), aber in ziemlicher Größe vorhanden waren, oder wo sich das Chlorophyll in Ringen lokalisierte (Abb. 16a, e, f), muß man wohl ein Stadium, wie es Abb. 16i, k gibt, als Ausgangsform annehmen. Ohne eine Zerklüftung des Stroma trat bei einer mehr gleichmäßigen Zerstörung des Stromagerüsts eine Verlagerung des Chlorophylls in wenige Plastidenbezirke ein. Diese Zusammenziehung ging oft über Spiralenformen vor sich (Abb. 16i).

Zum Vergleich machte ich einige Versuche an *Helodea densa* mit RbCl und Nikotin. Nach den beobachteten Bildern möchte ich meinen, daß auch hier die grünen Tropfen nicht auf Teilungshemmung der Grana zurückzuführen sind, sondern auf sekundäre Chlorophyllverlagerung.

Eine unerwartete Wirkung der Nikotinbehandlung stellen die seltsamen Wuchsanomalien der Chloroplasten dar, wie sie meistens in älteren Fäden, aber auch nicht selten in jungen Zellen vorkamen. Die Chloroplasten waren außerordentlich in die Länge gewachsen und hatten sich häufig verzweigt (Abb. 17 b—h). Sie konnten länger werden



Abb. 15. Plastiden aus einer Knopf-Kultur mit Nikotin-Zusatz 1:10000. Sehr stark vergr.

als die Zelle und waren dann am Zellende umgebogen. Daß es sich wirklich um ein Wachstum der Chloroplasten und nicht um ein Auseinanderziehen der vorhandenen Plastidensubstanz handelte, zeigte der Vergleich der Masse normaler Chloroplasten (Abb. 17 a) mit der der Riesenformen. Teilweise waren die Chloroplasten kettenartig ausgewachsen und erinnerten, wie auch LÄRZ für *Helodea* feststellte, an die Chloroplasten von *Selaginella* (Abb. 17 h). Oft war vermutlich übermäßiges Wachstum die alleinige Ursache der Riesenformen, doch kam diesem Wachstum nicht selten eine Zerklüftung des Stroma zu Hilfe.

Häufig sah man nämlich Chloroplasten, durch die sich ein langer, verzweigter Spalt zog. Brach dieser Spalt nach außen durch, so konnten sich die Chloroplastenäste ausbreiten und durch weiteres Wachstum umgestalten (Abb. 17 e, g).

Diese so verschiedenen pathologischen Veränderungen waren bisweilen ziemlich scharf nach Zellen getrennt: die eine Zelle hatte fast nur extreme Wuchsformen, eine andere wies große Chlorophylltropfen auf, und die Nachbarzelle ließ die Plastiden nur vakuolig degenerieren (Abb. 15 a—c); nur der Chlorophyllschwund kam nie für sich allein vor. An einer anderen Stelle der Protonemaflocke waren aber alle oder fast alle Typen neben unveränderten Chloroplasten in wechselndem Verhältnis in einer einzigen Zelle vertreten, oder ein einziger Chloro-

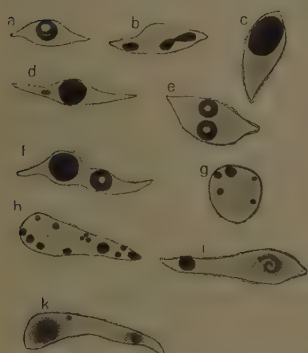


Abb. 16. Chlorophyllverteilung in Plastiden einer Knop-Nikotin-Kultur (1:100000). Sehr stark vergr.

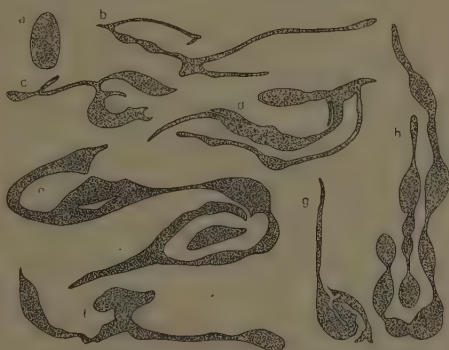


Abb. 17. Wuchsanomalien der Chloroplasten einer Knop-Nikotin-Kultur (1:100000). Sehr stark vergr.

plast vereinigte mehrere Degenerationstypen, entweder tropfige Entmischung mit Vakuolenbildung oder Riesenwuchs mit Vakuolisierung. Selten waren die bizarren Wuchsformen mit Tropfenbildung in einem Chloroplasten verbunden, noch seltener kam dazu als dritte Veränderung Vakuolenbildung. Gar nicht so selten waren dagegen Fälle, in denen ein Chloroplast zur Hälfte normale Granastruktur, zur anderen Hälfte vakuolige Degeneration (Abb. 15 d) oder verschiedene Stadien der Chlorophyllentmischung bis zur Bildung weniger Tropfen aufwies. Meist hielt die Chlorophyllbildung bei Entstehung der Riesenchloroplasten mit dem Stromawachstum Schritt, aber sie konnte auch gehemmt sein, und die vorhandene Chlorophyllmenge verteilte sich auf die zunehmende Stromamasse. Solche Plastiden hoben sich dann deutlich durch ihre blasse Farbe

von den übrigen Chloroplasten ab, wenn nur einzelne Plastiden von diesem sekundären Wachstum erfaßt wurden.

Es ist schwer, für die beiden direkt entgegengesetzten Nikotinwirkungen, Vermehrung und Zerstörung der Plastidensubstanz, einen einheitlichen Mechanismus auszudenken. Für die verschiedenen Degenerationsbilder kann man schon eher eine einheitliche Formel finden: die partielle oder mehr gleichmäßige Strukturzerstörung des Stroma hatte eine Chlorophyllverlagerung im Gefolge; bei dem Vorhandensein einer osmotisch wirksamen Substanz, bei der man im Hinblick auf die Ergebnisse von LÄRZ an Glukose denken könnte, entstanden im aufgelockerten Stroma die Vakuolen (Abb. 15a—c). Es ist aber auch denkbar, daß durch die Nikotinwirkung im Zusammenhang mit der Stromadegeneration ein osmotisch wirksamer Stoff gebildet wurde. Eine solche Deutung legt die besonders starke Vakuolenbildung an den kaum gefärbten Plastiden nahe.

Ich isolierte zahlreiche Zellen mit den verschiedensten Plastidenabnormitäten und kultivierte sie in feuchten Kammern im hängenden Tropfen unter steter Beobachtung weiter. Wurden Zellen mit vakuolisierten Plastiden innerhalb der ersten 14 Tage bis 3 Wochen in normale Nährlösung übertragen, regenerierten die Plastiden vollständig und die Zellen konnten sich weiter teilen. Wenn man dagegen Zellen mit vakuolisierten Plastiden aus älteren Kulturen in die feuchte Kammer überführte, ging zwar in der Knopflösung die Vakuolenbildung meist vollständig zurück, aber eine Teilung der Plastiden oder der Zellen war nicht mehr zu erreichen. Zellen, die vorwiegend Plastiden mit großen Tropfen enthielten, konnte ich nicht zur Plastidenregeneration oder Zellteilung bringen. Wenn in Zellen mit vorwiegend abnormen Riesenchloroplasten die Wuchsanomalien noch nicht zu weit fortgeschritten waren, konnte ein Teil der Chloroplasten sich erneut teilen und im Anschluß daran eine Zellteilung stattfinden. Wurden entsprechende Zellen aus alten Kulturen isoliert, in denen die Form und Länge der Chloroplasten außerordentlich verändert war, trat weder Plastiden- noch Zellteilung ein. Die Zellen konnten aber unter Umständen noch wochenlang im hängenden Tropfen am Leben bleiben.

In allen beschriebenen Alkaloidkulturen traten im Plasma und in den Vakuolen aller Zellen hellgelbe bis farblose Lipoidtröpfchen auf, in den stärkeren Konzentrationen mehr als in den schwachen. Wenn nach der Giftgewöhnung ein erneuter Wachstumsimpuls einsetzte, waren in den neu auswachsenden Zellen keine solchen Tröpfchen mehr sichtbar.

Mit den vier Alkaloiden führte ich auch Dunkelkulturen durch. Die neu auswachsenden Fäden wiesen keinerlei Unterschiede gegenüber normalen Dunkelprotonemen auf. Nur die alten, überimpften Chloronemafäden bildeten sich zu Kugelprotonemen um wie in den RbCl-Dunkelkulturen.

Hefeextrakt.

Als ich für die oben beschriebenen Versuche zur Wachstums- und Teilungsbeschleunigung der Zellen durch abgestufte Konzentrationsreihen eine optimale Hefeextraktkonzentration ermittelte, stellte ich fest, daß dieser Extrakt bis zu Verdünnungen von 1:5—1:10 auf die Chloroplasten ähnlich einwirkte wie die Alkaloide. Es bildete sich nach einer Bestrahlung von 1—1½ Stunden in den meisten Chloroplasten je eine große Vakuole, die sich im Aussehen und in der Entstehungsweise nicht von den bekannten Vakuolen unterschied. Auch hier war die vakuolige Degeneration reversibel. Bei Weiterkultur in reiner Knopflösung war nach einigen Tagen die alte Granastruktur der Chloroplasten in den neu auswachsenden Zellen wieder hergestellt, während sich die Chloroplasten der alten Zellen dicht mit Stärke beluden.

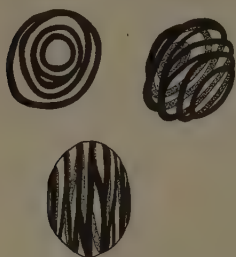
Wenn man der Knopflösung diesen konzentrierten Hefeextrakt im Verhältnis 1:5—1:10 beigab, blieb mit der Vakuolenbildung das Wachstum zunächst völlig stehen. Nach etwa 6 Tagen gingen die Vakuolen zum Teil zurück, die nicht vakuolisierten Chloroplasten zeigten aber starke Streifenbildung. Die grünen, sehr gleichmäßigen Streifen wichen häufig weit auseinander, so daß die Chloroplasten aussahen, als ob sie aus aufgeblätterten Schichten zusammengesetzt wären (Abb. 18; vgl. dazu LÄRZ über Nikotinwirkung). Nach 4 Wochen waren die Plastiden nur noch gelegentlich vakuolisiert, die meisten waren aufgeblättert. Nach 6—8 Wochen war von streifigen Strukturen nichts mehr zu erkennen, und das Chloronema begann wieder zu wachsen.

Druck als Quellungsmittel.

Nach KLEBS (1883 S. 267) wirkt mechanischer Druck oft wie ein Quellungsmittel. Er konnte durch leichten Druck reversible Streifenbildung an den Chloroplasten von *Euglena deses* hervorrufen. Auch die Chloroplasten von *Funaria* und *Ceratodon* reagierten auf gelinden mechanischen Druck, der die Zelle nicht zerstörte, mit Quellung, die meist zur Vakuolenbildung führte. Kleine Stärkekörnchen, die vorher unbeweglich im Stroma lagen, tanzten in der Vakuole; es war also eine Lockerung oder Zerstörung des Mizellargertistes der Stromasubstanz erfolgt. Wenn man Chloroplasten mit einer großen Vakuole, an deren Rand Chlorophyll und Stroma mit einigen Stärkekörnern ansaßen, leicht drückte, ohne die Zellen zu zerstören, so wurde die Grenzschicht zwischen Vakuole und Chloroplastensubstanz zerstört, und die Stärkekörner gelangten in die Vakuole, wo sie sich lebhaft bewegten. Die äußere Grenzschicht der Plastidensubstanz blieb aber erhalten und bildete nunmehr einen Teil der neuen Vakuolenwand. Plastiden, die in dieser Weise geschädigt wurden, waren nicht mehr regenerationsfähig; die Zellen gingen in der feuchten Kammer nach 1—2 Tagen zugrunde.

Zweifellos waren die bisher angewandten Mittel, die Plastiden zu schädigen, zu grob; lebensfähige, plastidenfreie Zellen konnte man mit ihrer Hilfe nicht erhalten. Interessant waren aber die Kulturver-

suche mit Alkaloiden im Licht: bei fortdauernder Zellteilung steigerte sich die Plastidenschädigung, die sich, außer in Nikotinkulturen, auch in einer fortschreitenden Plastidenabnahme pro Zelle, also einer Teilungshemmung der Plastiden, äußerte. Die Zellteilung wurde stets eingestellt, wenn die Plastiden eine bestimmte Degenerationstufe erreicht hatten, so daß gerade die entscheidenden Zellteilungsschritte ausblieben, die vielleicht schließlich einmal eine plastidenfreie Zelle abgeteilt hätten. Nach einer Zeit vollständigen Teilungsstillstandes fing früher oder später,



außer in Nikotinkulturen, nach einer Chloroplastenregeneration eine neue Zellteilungsperiode an.

Abb. 18. Aufgeblätterte Chloroplasten. Sehr stark vergr.

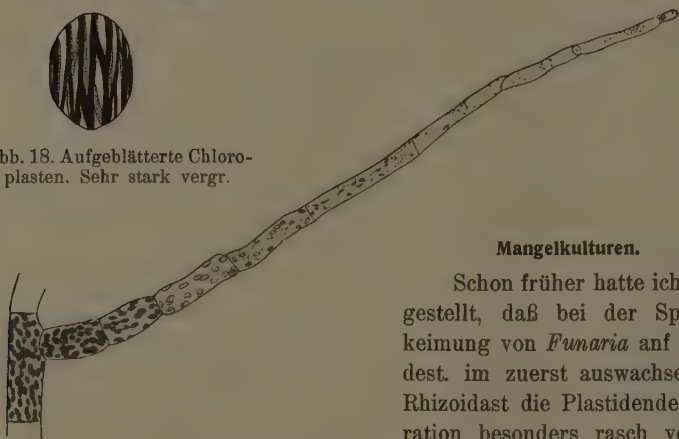


Abb. 19. Rasch fortschreitende Plastidendegeneration in einem Seitenfaden. 160 \times .

Mangelkulturen.

Schon früher hatte ich festgestellt, daß bei der Sporenkeimung von *Funaria* auf Aqua dest. im zuerst auswachsenden Rhizoidast die Plastidendegeneration besonders rasch verlief. Ich versuchte deshalb, auf Agar ohne jeden Nährsalzzusatz eine Plastidenhemmung, evtl. über

Rhizoidbildung, herbeizuführen. Hier unterschied sich *Funaria* wieder erheblich von *Ceratodon*.

Wenn man die Sporenaussaaten von *Funaria* auf Agar ohne Nährsalzzusatz weiter beobachtete, konnte man wochenlang keinen merklichen Wachstumsfortschritt gegenüber dem oben geschilderten Zustand (S. 41) feststellen. Der Chloronemaast wuchs höchstens zu 2—3 Zellen aus und ging nach einigen Wochen zur Bildung einer Scheitelzelle über. Die jungen Moosknospen blieben auf sehr frühen Stadien stehen, dafür wuchsen von ihnen zahlreiche Rhizoiden in dichten Bärten in den Agar, die sämtlich kleine, blasse, rasch an Größe und Zahl abnehmende Chloro-

plasten oder Leukoplasten hatten; im Zusammenhang damit wurden die Zellen immer schlanker. Ein Unterschied zwischen Hauptrhizoiden — mit großem Durchmesser und vielen Plastiden in der Spitzenzelle — und Nebenrhizoiden trat hier nicht ein. Die Entwicklung blieb meist stecken, wenn nur noch wenige Plastiden als winzige Körnchen von 0,4 bis 0,5 μ Größe in der feinen Spitzenzelle lagen oder wenn die Spitzenzelle ganz plastidenfrei schien.

Ceratodon bildete dagegen auf Agar ohne Nährsalze zahlreiche lange, positiv phototropische Chloronemafäden. Außerdem wurden zahlreiche grüne Äste in den Agar geschickt. Diese Äste zeigten die Eigentümlichkeit, daß ihre Wuchsrichtung periodisch hin und her pendelte, so daß der Faden in gleichmäßigen Wellen durch den Agar wuchs. Die Schwingungsebene dieser Protonemawellen war stets lotrecht. Dabei konnte die Hauptrichtung des Fadens, die meist unterhalb der Waagerechten lag, stark schwanken, und häufig verließen die Fäden unter positiv phototropischem Wachstum den Agar wieder. Von diesen in den Agar wachsenden Fäden gingen nun zahlreiche Seitenfäden ab, deren Plastiden von Zelle zu Zelle spärlicher blasser und kleiner wurden. Wie auch bei *Funaria* wurde durch Verzweigung die Chloroplastendegeneration beschleunigt, und bisweilen waren in den Spitzenzellen der zarten Rhizoiden keine Plastiden mehr zu erkennen. Nach mehreren Wochen wurden auch Moosknospen angelegt, die aber im Wachstum früh stecken blieben.

Wurde dem Agar 1,5 Gewichtsprozent Biomalz zugesetzt, so ergab sich im wesentlichen das gleiche Bild. Bei *Funaria* war aber die Chloronemaausbildung nicht ganz unterdrückt, vereinzelt konnten die Moosknospen zu wohl ausgebildeten Pflänzchen heranwachsen. Bei *Ceratodon* war das Wachstum ebenfalls üppiger. Die in den Agar wachsenden Fäden hatten hier kein so ausgeprägtes Wellenwachstum. An ihnen wurden neben Ästen, die erst in vielen Zellteilungsschritten und bei lebhafter Verzweigung zu einer weitgehenden Plastidenreduktion kamen, auch viele Seitenfäden gebildet, in denen die Plastiden von Zelle zu Zelle sprunghaft an Größe und Zahl abnahmen. Ebenso rasch wurde der Zelldurchmesser geringer, so daß nach wenigen Zellteilungen die schmale Spitzenzelle wenige sehr kleine, bisweilen keine Plastiden mehr erkennen ließ (Abb. 19). Nach wenigen Tagen begannen solche Äste von der Spitze her abzusterben.

Bakterienstoffe.

In den Kulturen mit organischer Ernährung war in der Anfangszeit, als das Sterilhalten der Röhrchen noch einige Schwierigkeit

machte, ein — noch nicht bestimmtes — orangefarbiges Bakterium aufzutreten.

Funaria wurde durch das Zusammenleben mit den Bakterien so geschädigt, daß alle Fäden bald abstarben.

Ceratodon war widerstandsfähiger. Zahlreiche unverzweigte, positiv phototropische Protonemaäste mit kleinen und blassen Plastiden wuchsen aus der infizierten Flocke heraus. Wurde ein Chloronemaßöckchen in ein Kulturröhrchen überimpft, in dem sich die Bakterien bereits stark vermehrt hatten, so waren auch schon die ersten auswachsenden Fäden fast farblos. Auch in diesen Fäden, bei denen es sich nicht um Rhizoiden handelte, wurde mit steigender Plastidendegeneration der Zelldurchmesser immer geringer. Die Spitzenzellen enthielten nur noch kleine, kaum gefärbte Plastiden. Das Wachstum dieser aufrechten Fäden wurde jedoch bald eingestellt, und die Plastiden älterer Zellen beluden sich überreich mit Stärke. Dagegen setzte die Flocke ihr Wachstum durch Ausbildung zahlreicher, positiv geotropischer Äste vom Typus der Nebenrhizoiden fort. Sie verzweigten sich im Gegensatz zu den positiv phototropischen Fäden reich, so daß die Reduktion der Plastidengröße und -zahl sehr weit ging. Vielfach waren in den Spitzenzellen keine Plastiden mehr zu erkennen, doch stets noch in der vorletzten Zelle. Die Teilung hatte also mit der Abtrennung der völlig leeren Zelle aufgehört. Nach wenigen Wochen Kultur traten auch Moosknospen auf, deren Entwicklung aber bald stecken blieb. Häufig ging die Scheitelzelle wieder mit degenerierten Plastiden zur Protonemabildung über. Die Fäden, die aus der Scheitelzelle auswuchsen, wurden ebenfalls zunehmend schlanker, erinnerten mit ihren schiefen Querwänden an Rhizoiden und wuchsen auch manchmal positiv geotropisch.

Wurden Chloronemafäden von *Ceratodon* in vorher sterilisierte Bakterienkulturen übertragen, so wurde die Wachstumsgeschwindigkeit stark vermindert. Vielfach hatten die Chloroplasten zahlreiche Vakuolen. Die neu auswachsenden Fäden waren zunächst sehr blaß, aber nach einer Woche bis 14 Tagen wuchs das Protonema langsam mit stärkehaltigen Chloroplasten weiter.

Stellte ich aus Bakterienmassenkulturen einen konzentrierten Extrakt her, den ich zur Hälfte mit Knop-Nährlösung versetzte, so starb *Funaria* darin rasch ab. *Ceratodon* blieb zwar am Leben, stellte aber sein Wachstum völlig ein. Die Chloroplasten wiesen starke Vakuolen- und Streifenbildung auf. Nach einer Woche waren Vakuolen und streifige Strukturen verschwunden, und die Chloroplasten hatten sehr viel Stärke gespeichert. Nach 4—6 Wochen war noch immer kein Wachstum

eingetreten, die Chloronemaflocke hatte sich aber auf dieselbe Weise, wie oben geschildert, in ein Knäuel von Kugelprotonema umgewandelt. Nach weiteren drei Wochen waren die meisten Zellen abgestorben.

Die Bildung der Kugelprotonemen ist also eine sehr unspezifische Hemmungsform des Protonemawachstums. Außer den bereits beschriebenen Fällen wurde die Bildung der Kugelformen nach dem gleichen Modus in älteren Protonemakulturen von *Ceratodon* und *Funaria* beobachtet, in denen man die wachsende Spitzenzelle durch Abimpfen, Hitzeeinwirkung oder Nikotindämpfe entfernte.

Interessant ist, daß bei einem geringen Zusatz dieses sterilen Bakterienextraktes zur Knop-Kulturlösung regelmäßig bereits nach 5—6 Tagen in den kleinen Chloronemaflocken hunderte von Moosknospen gebildet wurden, während in den Kontrollkulturen ohne Extrakt erst nach mehreren Wochen vereinzelt Knospen auftraten.

E. u. O. PRINGSHEIM (S. 328) fanden, daß zur Bildung der Moospflanzen ein photomorphotischer Reiz nötig ist. In meinen Versuchen beschleunigte ein chemischer Reiz die Knospenbildung, doch auch nur im Licht; in Dunkelkulturen war der Bakterienextraktzusatz wirkungslos.

Eigene Stoffwechselprodukte.

Wenn man in Kulturröhrchen mit nicht mehr als 10ccm Knoplösung Chloronema von *Ceratodon* kultivierte, wurden nach etwa einem Monat die neuen Seitenfäden schmaler und enthielten weniger Plastiden je Zelle; dabei war es gleichgültig, ob sie von Rhizoiden oder von typischen Chloronemafäden ausgingen.

Bei weiterer Verzweigung dieser dünnen Fäden nahmen Größe und Färbung der Plastiden wenig ab, wohl aber die Zahl. Dabei wurden die Zellen sehr schlank und hatten schließlich meist einen zehnmal geringeren Durchmesser als das ursprüngliche Protonema; der kleinste gemessene Zelldurchmesser betrug $2,4 \mu$. Auf diesem Endstadium waren die wenigen Chloroplasten in den Zellen der chloronemabürtigen Äste oft durch die Längswände der Zelle deformiert. Meist blieb das Wachstum endgültig stehen, wenn die Endzellen 1—4 Plastiden enthielten. Zuweilen hatte die Endzelle noch eine Zellteilung zustande gebracht, bei der sie eine plastidenfreie Zelle abgeteilt hatte (Abb. 20). An dem völligen Fehlen von Plastiden war hier — anders als bei den feinen Nebenrhizoiden, bei denen erst der Isolationsversuch die Entscheidung brachte — nicht zu zweifeln, da große Chloroplasten bis in die vorletzte Zelle zu erkennen waren.

Eine Modifikation dieser Entwicklung trat in manchen Kulturen ein, ohne daß ich die Ursachen klären konnte: Auch die Größe der Chloroplasten sank rasch, und die Endzellen der Seitenfäden hatten zuletzt, ob sie von Rhizoiden oder vom Chloronema entsprangen, winzige Leukoplasten oder waren leer bis auf Kern und Plasma.

Beachtenswert ist, daß diese feinen chloronemabürtigen Fäden, die bis auf die Plastidenausbildung so ganz an Nebenrhizoiden erinnerten,



Abb. 20. *Ceratodon*. a–d Von Zelle zu Zelle verminderte Chloroplastenzahl in einem Chloronemaast. a Plastidenfreie Spitzenzelle; b 3. Zelle von der Spitze her gezählt; c 7. Zelle. e Normale Chloronemazelle zum Größenvergleich. 450 \times .

ja, in den zuletzt beschriebenen Kulturen ihnen sogar in diesem Punkte glichen, positiv phototropisches Wachstum zeigten, während die Fäden, die von Rhizoiden ausgingen, deren Wuchsrichtung fortsetzten. Damit war durch allmähliche Verminderung der Plastidenzahl die Bildung farbloser Zellen auch am Chloronema geglückt, ohne daß der Weg über die Rhizoiden nötig war.

Ich will noch erwähnen, daß in diesen Knop-Flüssigkeitskulturen alle Fäden, einschließlich der Rhizoiden, noch nach Monaten keinerlei

Membranfärbung aufwiesen, im Gegensatz zu den Rhizoiden der Agarkulturen. Durch übermäßige Zuckerernährung, besonders bei gleichzeitiger Wachstumshemmung durch RbCl- oder Alkaloidzusatz, trat auf Agar auch im Chloronema eine intensiv dunkelbraune Membranfärbung ein, die auch die wachsende Spitzenzelle erfassen konnte. Diese Membranfärbung tritt demnach immer dann ein, wenn das Angebot an Kohlehydrat den Bedarf überschreitet, und ist meist mit übermäßiger Stärkespeicherung der Plastiden verbunden. Für ältere Rhizoidenzellen wurde ja auch Stärkeanhäufung festgestellt. Vielleicht sind bei der Membranfarbstoffbildung die Glukosemoleküle direkt beteiligt (gerbstoffähnliche Verbindungen?).

Es war nun zu prüfen, wie es zu diesen zarten Fäden kam. Zunächst war an Nährstoffmangel zu denken. Deswegen kultivierte ich *Protonema* von *Ceratodon* in abgestuften Nährstoffkonzentrationen bis herab zur Nährstofffreiheit. Vereinzelt traten Büschel feiner Rhizoidfäden auf, aber niemals ließ der Nährstoffmangel das gesamte Chloronema zu feinen Fäden auswachsen. Nur in den Kulturen, deren Nährstoffkonzentration noch mindestens die Hälfte der Normalkonzentration betrug, wuchsen alle Protonemaäste, aber erst nach 4—6 Wochen, in der oben beschriebenen Weise weiter.

Wurde in den bereits umgebildeten Kulturen durch Zugabe konzentrierter Knopflösung der Nährsalzverbrauch wieder ausgeglichen, so war keine Regeneration der Fäden zu normalem Chloronema zu erreichen. Wenn ich dagegen die Chloronemaflocken mit den feinen Endfäden in vollständig frische Nährlösung überführte, fand unter Chloroplastenvermehrung (bzw. vorheriger Regeneration) eine keulenförmige Anschwellung der Endzelle statt, und das weitere Wachstum ging mit dem neuen Querschnitt als Chloronema weiter. Man muß demnach hauptsächlich eine Anreicherung von Stoffwechselprodukten in der Nährlösung für diese Hemmungserscheinungen verantwortlich machen.

Nach mehrmonatiger Kultur traten in den Plastiden alter Zellen zuweilen sogar große grüne Tropfen auf, wie unter Giftwirkung. Nach PRINGSHEIM (S. 315) wachsen Protonemen auch bei organischer Ernährung im Dunkeln „auf dem gleichen Nährboden nicht unbegrenzt weiter, auch wenn reichliches Substrat zur Verfügung steht“. Hier dürfte es sich ebenfalls um eine Selbstschädigung der Kulturen handeln.

Bei der Übertragung der feinen Protonemafäden in frische Knopflösung interessierte besonders das Verhalten der farblosen Spitzenzellen. Zwischen den Fäden, die unter keuliger Anschwellung der Spitzenzellen zur Chloronemaregeneration übergegangen waren (Abb. 21a—d), fand

ich Enden, bei denen erst die zweite Zelle diese keulige Anschwellung zeigte und als normales Chloronema weiterwuchs, während die Spitzenzelle keinerlei Plastiden erkennen ließ und sich in ihrer Größe nicht



Abb. 21. *Ceratodon*. Protonemafäden nach Einwirkung von Stoffwechselprodukten in frische Nährlösung übertragen. a d Chloronemaregeneration der Spitzenzelle. e—g Spitzenzelle plastidenfrei, lebend; 2. Zelle wächst weiter als Chloronema. 350 \times .

geändert hatte (Abb. 21e—g). Das Aussehen von Kern und Plasma wie die Plasmolysierbarkeit bewiesen aber, daß die Zellen noch am Leben waren. Nach 14 Tagen erst waren sie abgestorben.

2. Isolierung plastidenfreier Zellen.

Ich isolierte 1. farblose Nebenrhizoidspitzen aus Knopkulturen, nährstofffreien Kulturen, Biomalkulturen und Bakterienkulturen, 2. feine Chloronemafäden mit plastidenfreier Spitzenzelle, 3. Tmemen, und kultivierte sie in feuchten Kammern unter dauernder Kontrolle im hängenden Tropfen weiter. Mindestens eine lebende Nachbarzelle mußte mit der Spitzenzelle in Verbindung bleiben, da plastidenfreie Zellen gegen Wundreiz sehr empfindlich waren. Junge Tmemen mußten an beiden Seiten

mindestens je eine unverletzte Zelle haben; in älteren Tmemen war nur noch eine Verbindung, und zwar die mit der Tmemenmutterzelle, nötig. Meist ließ ich noch 3—4 Zellen an der Versuchszelle hängen. Die Fäden aus den Bakterienkulturen mußte ich vor dem Übertragen in die feuchte Kammer mehrmals gut waschen, um die Bakterien zu entfernen.

Von 168 isolierten Fadestücken waren 17 schon am zweiten Tage tot, sie waren offenbar schon zu alt; in 24 Fäden war Chloronemaregeneration außer in den farblosen Spitzenzellen eingetreten, die noch vor Regeneration der übrigen Zellen in der feuchten Kammer abgestorben waren. 31 Fäden waren einschließlich Spitzenzelle zur



Abb. 22. *Ceratodon*. Beispiel eines Isolierungsversuches. a farbloser Ast in hängenden Tropfen übertragen. b Derselbe Ast nach 4 Tagen. c Derselbe Ast nach 10 Tagen, mit KNO_3 plasmolysiert. 300 \times .

Chloronemabildung übergegangen. 96 Fäden hatten nur bis zur zweiten Zelle Chloronema gebildet, während die farblosen Spitzenzellen mindestens noch 14 Tage am Leben geblieben waren, ohne jedoch eine weitere Zellteilung auszuführen. Sie konnten sich zuweilen noch ein wenig strecken. Zu berücksichtigen ist, daß ich die Isolierung bei 400-facher Vergrößerung durchgeführt habe, daß ich also bei dieser Vergrößerung wegen der Kleinheit der Plastiden in den Nebenrhizoiden nicht sicher feststellen konnte, ob die Zellen tatsächlich leer waren. So sind die Fälle zu erklären, bei denen auch die Spitzenzelle zur Chloronemabildung überging.

Abb. 22 a—c zeigt ein Beispiel, wie ich einen derartigen Isolierungsversuch durchführte: Ein Ästchen, dessen Spitze leer erschien,

wurde isoliert und in den hängenden Tropfen der feuchten Kammer übertragen (Abb. 22 a). Nach etwa 4 Tagen war in den plastidenhaltigen Zellen Chloroplastenregeneration eingetreten. In der zweiten Zelle von der Spitze war schon, verbunden mit Plastidenteilung, eine leichte Ausbeulung der Zellwand an der Stelle eingetreten (Abb. 22 b), an der in den folgenden Tagen mit vergrößertem Durchmesser der neue Chloronemaast auswuchs. Der Versuch wurde nach mehreren Tagen oder Wochen, im geschilderten Fall nach 10 Tagen Aufenthalt in der feuchten Kammer, durch Plasmolyse mit KNO_3 abgeschlossen. Auch die farblosen Spitzen zeigten durch einwandfreie Plasmolysebilder, daß sie noch am Leben waren (Abb. 22 c). In Abb. 22 ist der sehr seltene Fall dargestellt, daß an einem Ästchen gleich zwei Spitzenzellen plastidenfrei waren.

Der Tropfen der Kulturlösung in der feuchten Kammer bestand entweder aus Knopflösung mit und ohne Glukosezusatz, oder aus der organischen Nährlösung, mit der ich die Versuche zur Beschleunigung der Zellteilung durchgeführt hatte. In keinem einzigen Falle konnte ich die Spitzenzelle, wenn sie keine Plastiden mehr enthielt, zur Zellteilung bringen.

Das Regenerationsbild war grundsätzlich gleich, ob ich von Rhizoidspitzen oder von farblosen, chloronemabürtigen Fadenspitzen oder von solchen zarten Fäden ausging, die bis zur vorletzten Zelle noch große Chloroplasten hatten. In den beiden ersten Fällen trat zuerst eine Chloroplastenregeneration ein, und dann folgte in allen Fällen eine lebhaft Chloroplastenteilung in der Spitzenzelle bzw. in der zweiten Zelle, wenn die erste plastidenfrei war. Mit der Chloroplastenvermehrung war eine Zellerweiterung an der Stelle verbunden, an der der neue Chloronemaast auswuchs.

62 Isolierungsversuche mit farblosen Tmemen ergaben ausnahmslos, daß diese Zellen sich nicht mehr zu teilen vermögen. Die jungen, farblosen Tmemen konnten, besonders im organischen Nährtropfen, erheblich, bis über normale Zelllänge, heranwachsen. Dieses Wachstum ging sogar sehr rasch innerhalb weniger Tage vor sich und bewies, daß der Protoplast durchaus nicht degeneriert war. In einzelnen Fällen konnte ich Tmemen bis zu 2 Monaten am Leben erhalten, aber niemals beobachtete ich eine Kernteilung.

3. Reizphysiologische Beobachtungen am Protonema.

Die Beobachtung, daß wichtige Rhizoidmerkmale von der physiologischen Leistung der Plastiden abhängig sind, brachte mich auf den Gedanken, zu prüfen, ob man vielleicht das ganze Rhizoidproblem als Plastidenproblem auffassen kann.

Das Rhizoidmerkmal, das ich für das wichtigste halte, ist die positiv geotropische Wuchsrichtung. Ich untersuchte, ob dieses Merkmal immer an andere Rhizoidcharaktere gebunden ist, oder ob es auch getrennt von allen bekannten morphologischen Rhizoidmerkmalen auftreten kann. Besonders achtete ich auf den Zustand der Plastiden. Die Bemerkung von TERNETZ (S. 487), daß plastidenfreie Euglenen ihre phototaktische Reizbarkeit verloren, weist darauf hin, daß die Plastiden für das reizphysiologische Verhalten der Zellen von Bedeutung sein können. In den Alkaloidkulturen (s. oben) krümmten sich die meisten neuen Fäden nach dem Lot, während ihre Plastiden Degenerationserscheinungen zeigten. Mit einer Plastidenerholung schlug die Reizbarkeit zum positiven Phototropismus um. Der Parallelismus ist auffallend, aber die Kulturen in nicht erneuerten Knopflösungen (s. oben) beweisen, daß Fäden, deren Zellen unter Plastidenreduktion fortschreitend schmaler wurden, nicht unbedingt positiv geotropisch sein müssen. Ich will nun in einer Versuchsreihe zeigen, daß positiv geotropisches Wachstum auch mit reinen Chloronemamerkmalen verknüpft sein kann:

Protonema von *Ceratodon* wurde in feuchten Kämmerchen kultiviert und mit dem Horizontalmikroskop beobachtet, wie oben (S. 32) beschrieben.

Nach Übertragen in die feuchte Kammer wuchs das Protonema zunächst rasch und hatte nach 12 Stunden schon 2—3 Zellen pro Faden neu gebildet; zahlreiche Seitenfäden oder die Spitzenzelle selbst waren ausgewachsen. Alle neuen Zellen krümmten sich lebhaft nach dem Licht, d. h. nach oben. Am zweiten und in den folgenden Tagen waren nur noch 1—2, selten 3 Zellteilungen im Faden je 24 Stunden zu beobachten.

Einer der Fäden wurde jetzt durch Drehung der feuchten Kammer gezwungen, senkrecht nach unten zu wachsen. Zunächst waren die phototropische Reizbarkeit und die Wachstumsintensität so stark, daß der Faden innerhalb weniger Stunden aus der Senkrechten ausbrach; schon geringste Abweichungen von der lotrechten Einstellung genühten, um eine Krümmung herbeizuführen. Nach 3 Tagen Kultur war ein deutliches Abklingen der phototropischen Reizbarkeit zu spüren: Bei gleichbleibender Wachstumsintensität (1—2 Zellen je Tag) ließ die Krümmungsgeschwindigkeit nach. Es gelang nunmehr, durch Zurückdrehen der Fadenspitze in das Lot die Wachstumsrichtung des Fadens senkrecht nach unten annähernd beizubehalten. Nach weiteren 4 Tagen hörten die Krümmungsbewegungen gegen die Lichtquelle völlig auf. Der Faden behielt die ihm aufgezwungene Wuchsrichtung konstant bei.

Nach weiteren 3 Tagen nahm ich eine Änderung der Fadenachse um etwa 15° vor, und überraschenderweise krümmte sich jetzt der Faden nach dem Lot zurück. In den folgenden 6 Tagen gelang der Versuch noch dreimal. Dann führte ich eine stärkere Abweichung (ca. 25°) der Fadenachse von der Senkrechten herbei, und diesmal krümmte sich die Fadenspitze wieder positiv phototropisch. Gleichzeitig waren am gesamten Faden über Nacht an der stärker beleuchteten Seite Seitenfäden mit 3—4 Zellen ausgewachsen, die sich dem Licht zukrümmten. Wieder wurde aus diesen neu ausgewachsenen Fäden einer gezwungen, senkrecht nach unten zu wachsen. Diesmal war die Tendenz, aus der Senkrechten auszubrechen, bei weitem nicht so stark wie beim Wachstumsbeginn des Mutterfadens. Nach zwei Tagen, in denen einmal am Tage eine Richtungskorrektur nötig war, hatte der Faden sich auf die senkrechte Wuchsrichtung nach unten eingestellt. Auffällig war, daß sich jetzt der zuerst beobachtete Faden nicht mehr weiter dem Licht zukrümmte, sondern

unter Verminderung seiner Wachstumsgeschwindigkeit waagrecht weiterwuchs¹⁾. Die Lichtquelle wirkte konstant von oben ein und wurde nicht verändert. In der Folgezeit bildete der Hauptast Seitenzweige, die ebenfalls plagiotropisch weiter wuchsen, zum Teil sich nach einiger Zeit wieder positiv phototropisch krümmten. Innerhalb der nächsten 8 Tage wurde das gleiche Experiment wie mit dem ersten Faden mit dem neuen Tochterast ausgeführt. Dreimal krümmte er sich bei Drehung um 10 bis 15° ins Lot zurück, beim vierten Male, bei dem ich wieder eine stärkere Abweichung (ca. 25°) herbeiführte, wuchs er der Lichtquelle zu und bildete gleichzeitig zahlreiche Seitenfäden, die sich ebenfalls phototropisch krümmten. Nunmehr stellte ich zwei dicht benachbarte, parallele Zellfäden senkrecht nach unten ein. Sie zeichneten sich durch annähernd gleichmäßiges, gutes Wachstum vor den anderen aus, die nur noch langsam weiterwuchsen. Die Fäden verließen nur zögernd die Senkrechte, und ohne daß man die Wuchsrichtung zu korrigieren brauchte, krümmten sie sich wieder in das Lot zurück. Innerhalb der nächsten 4 Tage wurde die Wachstumsintensität beider Fäden unterschiedlich: Wachstumsstöße wechselten mit Wachstumsstillstand ab, doch fielen diese Perioden in den beiden Fällen nicht zusammen. So konnte abwechselnd der eine oder der andere Faden durch geringe Drehung der Kammer zu positiv geotropischer Krümmung veranlaßt werden. Nach weiteren 3 Tagen hatte der eine Faden sein Wachstum eingestellt, und der andere krümmte sich nach abermaliger Drehung von 15° auffälligerweise weder nach dem Licht noch nach dem Lot, sondern wuchs unter Beibehaltung des Winkels geradeaus. In seinem oberen Drittel bildete er Seitenfäden, die, obwohl sie eng benachbart waren, teils plagiotropisch, teils unter Krümmung von ca. 35° genau lotrecht nach unten weiter wuchsen. Andere Seitenfäden blieben früh stecken. Die Wachstumsintensität war seit der letzten künstlichen Richtungsänderung vorübergehend wieder sprunghaft auf 3 bis 5 Zellen pro 24 Stunden angestiegen.

Alle Fäden, die positiv geotropisch reizbar waren, hatten typischen Chloronemacharakter. Schiefe Querwände waren gerade so selten wie in gleichaltrigen positiv phototropischen Fäden.

In diesen Versuchen konnte also zunächst noch keinerlei Anhaltspunkt für eine Plastidenwirkung beim reizphysiologischen Verhalten des Protonema gefunden werden.

Erstaunlich war, daß in dem dicht abgeschlossenen Kämmerchen mit verhältnismäßig geringem Luftgehalt noch nach 35 Tagen alle Zellen normal aussahen und sogar lebhaftes Wachstum möglich war. In einem zweiten Kämmerchen, das mit der gleichen Agarmenge und mit Fäden aus der gleichen Stammkultur beschickt war, hatte das Protonema allerdings, nachdem es 5 Tage lang lebhaft gewachsen war, die Zellteilung in allen Fäden eingestellt, aber noch nach weiteren 30 Tagen waren die Plastiden nicht degeneriert.

Zusatz bei der Korrektur. HEITZ (1942a) berichtet ausführlich über positiven Phototropismus des Chloronema und über negativen des Rhizoids bei Keimlingen aus Sporen von *Funaria hygrometrica*, außerdem über positive Geoinduktion der keimenden Sporen im Dunkeln. Daß es sich in unseren Versuchen mit *Ceratodon* um positiven Geotropismus und nicht um negativen Phototropismus handelt, wird besonders deutlich durch die oben (S. 56) mitgeteilten Erfahrungen.

1) E. u. O. PRINGSHEIM (S. 328) denken „an die Möglichkeit, daß die kräftigeren relativen Hauptfäden plagiotropisch reagieren.“

4. Chlorophyllbildung im Dunkeln.

Über die Fähigkeit der Laubmoose, im Dunkeln Chlorophyll zu bilden, liegen in der Literatur keine einheitlichen Angaben vor. Beobachtungen älterer Autoren (SCHIMPER 1885, S. 46; BITTNER 1905; SERVETTAZ 1913) sprechen dafür, daß Laubmoose im Dunkeln Chlorophyll zu bilden vermögen. BITTNER hat sogar am blattbürtigen Protonema im Dunkeln Moospflänzchen mit kleinen Chloroplasten erhalten. Dagegen betonen E. u. O. PRINGSHEIM ausdrücklich, daß aus Sporen gezogenes Protonema von *Funaria* und *Ceratodon* kein Chlorophyll bildet und bei langer Dunkelkultur völlig farblos wird. Diese Beobachtung konnte ich bestätigen. Es scheint demnach nicht gleichgültig zu sein, ob man grüne Moospflänzchen verdunkelt bzw. abgetrennte Blätter im Dunkeln Protonema bilden läßt, oder aber Sporenprotonema im Dunkeln kultiviert.

Man kann diese Unterschiede, die sogar an einem Objekt beobachtet wurden, nur so deuten, daß bei den Laubmoosen im Licht katalytisch wirksame Stoffe gebildet werden, die sich im Moospflänzchen anreichern.

Von dieser Überlegung ausgehend, habe ich untersucht, ob völlig farblose Dunkelprotonemen durch Extrakt von Pflanzen, die im Licht gewachsen waren, unter völligem Lichtabschluß zur Chlorophyllsynthese befähigt sind, und ob vielleicht auch Moosknospen gebildet werden. Für diese Versuche wählte ich *Ceratodon*. Um gleichzeitig festzustellen, ob die wirksamen Stoffe pflanzenspezifisch sind, verwendete ich neben Extrakten verschiedener Laubmoose (besonders *Mnium*) auch den Preßsaft aus 2—3 Wochen alten Keimpflänzchen von *Zea Mays*. Die Pflanzen wurden zerrieben und der Saft durch Filtrieren mit einem Bakterienfilter aus Jenaer Glas keimfrei gemacht; die Flüssigkeit wurde nicht erhitzt. Die Moospflanzen ließ ich erst im Wasser etwas quellen und drückte sie vor dem Zerreiben leicht aus; ihre Extrakte waren daher weniger konzentriert als die Maisextrakte. Ohne eine vorherige Wasserbenetzung ließ sich überhaupt keine nennenswerte Extraktmenge aus Moosen gewinnen.

Tatsächlich ergrüntten die Leukoplasten mit solchem Extrakt in völliger Dunkelheit bis zu einem gewissen Grade, am stärksten in der Spitzenzelle. Die hellen Chloroplasten waren größer als die Leukoplasten der Kontrollkulturen (Abb. 23). Diese Extraktwirkung ist durchaus nicht pflanzenspezifisch. Mit Maisextrakt war die Ergrünung sogar bedeutend kräftiger als mit Moosextrakt, doch hängt das wohl mit der Verdünnung des Wirkstoffes durch die Wasserbenetzung der Moospflanzen vor dem Zerreiben zusammen.

Alle Extrakte übten eine sehr starke Giftwirkung aus, die sich in einem fast vollständigen Wachstumsstillstand der Fäden ausdrückte. Ähn-



Abb. 23. Ergrünung der Plastiden im Dunkeln durch Extrakt grüner Pflanzen. Die 3 rechten Fäden aus Kontrolldunkelkultur. 200 \times .

lich wie bei der Bildung der Kugelprotonemen teilten sich die gestreckten Zellen der Dunkelprotonemen nachträglich in kürzere Glieder, die Spitzenzelle schwellte keulenförmig an, und an den Zellmembranen entstanden die gleichen Auswüchse (Abb. 23), wie in RbCl- und Alkaloid-Kulturen.

Die Giftwirkung der Preßsäfte war so stark, daß die Fadenspitzen rasch abstarben, wenn sie mit der Extraktflüssigkeit benetzt wurden; ältere Zellen der Protonemaflocken waren widerstandsfähiger. Ich ließ die Extraktflüssigkeit daher erst durch

den Agar diffundieren, so daß die Giftwirkung in den jungen Zellen abgeschwächt war.

Zur Moosknospen- und Rhizoidbildung waren die Protonemen durch die Extrakte, eigentlich gegen die Erwartung, bisher nicht zu bringen.

VI. Besprechung der Ergebnisse.

1. Der physiologische Zustand der Plastiden.

In den Versuchen, die Chloroplasten durch spezifische Gifte zu schädigen, fiel immer wieder auf, daß die Plastiden so unterschiedlich reagierten. In den RbCl-Kulturen traten nur ganz vereinzelt Riesenchloroplasten auf, die im Gegensatz zu den kleineren Plastiden der Nachbarzellen ihre Teilungsfähigkeit eingebüßt hatten. Besonders auffallende Unterschiede in der Reaktionsweise der Plastiden wiesen aber

die Nikotinkulturen auf: teilweise waren die verschiedenen Plastiden-defekte scharf nach Zellen getrennt, teilweise reagierten die Plastiden einer Zelle oder sogar Bezirke eines einzigen Chloroplasten unterschiedlich.

Man kann diese ungleichen Erscheinungen auf verschiedene Weise deuten.

1. könnte man annehmen, daß primär das Plasma geschädigt wird. Qualitative Unterschiede im Plasma würden dann eine ungleiche Plastidenschädigung im Gefolge haben.

2. könnte man den Plastiden selbst einen verschiedenen physiologischen Zustand zuschreiben, der zu wechselndem Verhalten gegenüber dem Gift führen würde.

Gegen die erste Annahme spricht, daß in den Nikotinkulturen die Zellen zunächst ihre Teilungsfähigkeit, wenn auch geschwächt, durchaus noch besitzen, während die Plastiden schon weitgehend degeneriert sind. Auch LÄRZ hat in seinen Kurzversuchen bei *Helodea* festgestellt, daß die Plasmaströmung erhalten blieb und daß im wesentlichen die Plastiden degenerierten. Die rasche elektive Plastidenschädigung spricht doch sehr dafür, daß die Plastiden direkt geschädigt werden; die Unterschiede im Schädigungsbild müßten dann durch einen ungleichen physiologischen Zustand der Plastiden verursacht sein. Ob es sich dabei um verschiedene Altersstufen handelt, ist nicht klar.

2. Die physiologische Leistung der Plastiden.

Wenn man von der unsicheren Bedeutung der Plastiden für die Eiweißsynthese (ULLRICH 1924) und von der Vorstellung einer Verwandtschaft zwischen Plastiden und Golgiapparat der Tiere absieht (WEIER 1931 a und b), waren die Bildung wichtiger Farbstoffe sowie die Erzeugung und Umformung der Kohlehydrate bisher die einzigen sicher bekannten physiologischen Leistungen der Plastiden. Denn auch die Einflüsse, die die Plastiden auf den Ablauf der Meiosis bei *Oenothera* ausüben können (ZÜRN 1937; 1939; OEHLKERS 1940), beruhen vermutlich auf ihrer Assimilationsleistung. SCHWEMMLE und Mitarbeiter (1938) fanden in Kreuzungsexperimenten mit Arten von *Eu-Oenothera* ebenfalls, daß durch die Verschiedenheiten der Plastiden der gekreuzten Formen schwerste Störungen in verschiedenen Phasen der Reduktionsteilung hervorgerufen werden; ihre Untersuchungen lassen aber nicht erkennen, ob die Plastiden ebenso wie in den Versuchen von ZÜRN nur über den Umweg, ihrer veränderten Assimilationsleistung einen Einfluß auf die Reduktionsteilung ausüben. RENNER (1934, S. 263) schnitt von einer anderen Seite her die Frage an, ob der Wirkungsbereich der Plastiden teilweise außerhalb ihrer eigenen Körpersphäre liegen könnte; er dachte dabei an eine Beteiligung an der Synthese der im Zellsaft gelösten Farbstoffe.

SCHIMPER (1885 S. 26) konnte noch sagen: „Die Leukoplasten stellen bei den Moosen nur einen vorübergehenden Zustand dar, während

welches sie keine nachweisbare, physiologische Funktion verrichten“. „Im Großen und Ganzen ist der Anteil der Leukoplasten am Chromatophorensystem bei den Moosen noch relativ schwach und ihre physiologische Bedeutung ganz unwesentlich.“ Wir glauben aber jetzt zu wissen, daß die Plastiden unabhängig von ihrer assimilatorischen Leistung, also auch als Leukoplasten, eine wesentliche Bedeutung für das Zellgeschehen haben.

Der auffallende Parallelismus, der zwischen Plastidendifferenzierung und Stillstand der Zellteilung schon im normalen Entwicklungsverlauf besteht, bot einen ersten Hinweis.

Es ist zu erinnern an das Verhalten der Plastiden in den farblosen Blattspitzen, an den Befund, daß plastidenfreie Tmemen sich niemals teilen und vor allem daran, daß die Nebenrhizoiden mit der Bildung einer plastidenfreien Endzelle trotz guter Nährstoffversorgung ihre weitere Teilungsfähigkeit einstellten. Aber noch wichtiger sind die Ergebnisse der Experimente. Eine deutliche Beziehung bestand zwischen den Plastiden und der Gestaltung der Zelle. Wenn die Spitzenzelle Plastiden enthielt, die in der Teilung gehemmt waren, während die Zellteilungsgeschwindigkeit nicht wesentlich verringert war, wurden mit steigender Plastidenhemmung die Zellen immer schmaler. Dieser Zusammenhang kehrte unter den verschiedensten Beeinflussungsmitteln immer wieder: in RbCl-Kulturen bei Zellen, deren Plastiden Chlorophylltropfen enthielten; in den Atropin-, Kokain- Coniinkulturen; in den gehäuft auftretenden Rhizoiden der Mangel- und Bakterienkulturen; aber auch in positiv phototropischen Fäden, deren Plastiden durch Bakteriengifte oder Stoffwechselprodukte in der Teilung zurückgehalten wurden.

Umgekehrt ging einer Regeneration dieser Fäden zu normalem Chloronema, sei es durch Giftgewöhnung oder durch Überführen in frische Nährlösung, stets eine Chloroplastenregeneration voraus; nach Wiedergewinnung ihrer ungehemmten Teilungsfähigkeit vermehrten sich die Chloroplasten rasch, und die Zellen bildeten an der Stelle der stärksten Chloroplastenvermehrung eine keulenförmige Auftreibung. Erst nach Regeneration und mehrfacher Teilung der Chloroplasten fand die nächste Zellteilung statt. Einer Regeneration und Teilung der Chloroplasten folgte aber immer eine Zellteilung.

Vollends beweiskräftig waren die Isolationsversuche: War durch Schädigung der Plastiden ihre Teilungsfähigkeit vollständig aufgehoben, so vermochte sich die Zelle ebenfalls nicht mehr zu teilen, obwohl sie noch lange am Leben erhalten werden konnte. Sehr eindrucksvoll

waren die Fälle, in denen die Nachbarzellen mit normalen oder weniger geschädigten Plastiden nach vorheriger Plastidenteilung Seitenfäden bildeten, während die Versuchszelle zwar am Leben blieb, aber keinerlei Veränderungen zeigte. Gerade so verhielten sich vollständig plastidenfreie Zellen, vor allem Spitzenzellen, ganz gleich, auf welche Weise sie gewonnen wurden. Daß der Zellteilungsstillstand nicht auf einer Plasmanschädigung beruhte, zeigten die Fälle, in denen die plastidenfreien Zellen andere wichtige Funktionen wie etwa das Zellwachstum ungestört fortsetzten. Tmemen konnten in Ausnahmefällen bis auf das 20-fache ihrer Ausgangslänge wachsen, ohne sich zu teilen!

Gerade die Eigenschaften der Tmemen sind aber nicht sicher zu beurteilen, weil wir, anders als CORRENS, auch plastidenhaltige Trennzellen die Teilung nicht wieder haben aufnehmen sehen. Daß die Bildung der Tmemen korrelativ bedingt ist, daran besteht kein Zweifel. Daß in der Teilungshemmung noch nach der Isolierung der Trennzellen solche Korrelationen nachwirken sollten, ist schwerer zu verstehen, und mit einiger Wahrscheinlichkeit kann man deswegen nach den Erfahrungen mit den anderen farblosen Zellen das Fehlen der Plastiden für das Ausbleiben der Zellteilung verantwortlich machen.

Daß andererseits in — z. B. durch starke Plasmolyse gewonnenen — kernlosen Plasmateilen die Teilung der Plastiden unterbleibt, wie HEITZ (1922) mitteilt, ist erst recht nicht verwunderlich.

Auch Beobachtungen anderer Autoren lassen eine Beziehung der Plastiden zur Teilung des Zellkernes erkennen: E. HEITZ (1922, 1925) fand, daß bei Bryophyten die Plastidenteilung während der Prophase der Kernteilung vor sich geht, und daß bei Regeneration aus Zellen abgetrennter Blätter von Laub- und Lebermoosen die Chloroplasten sich immer vor dem Zellkern teilen. C. A. LANDER betonte, daß bei *Anthoceros laevis* erst nach der Plastidenteilung und Verlagerung der Tochterplastiden an die entgegengesetzten Kernseiten eine Teilung des Zellkernes eintrat. Interessant ist auch die Zentrierung der Kernspindel auf die Plastiden und die Befestigung der Spindelfasern an den Plastiden, wie sie TISCHLER (S. 143f., Fig. 53, 54) nach verschiedenen Autoren für verschiedene Laub- und Lebermoose angibt; etwas Ähnliches scheint nach einer bei KÜSTER (1935, S. 252) wiedergegebenen Abbildung bei *Isoetes* vorzukommen. Solche Beobachtungen lassen die Unentbehrlichkeit der Plastiden für die Kernteilung vollends verständlich erscheinen.

BOROVIKOV (1914) erhielt durch Zentrifugieren im Moment der Zellteilung u. a. auch bei Laubmoosen plastidenfreie Zellen, die mehrere Monate am Leben blieben; in dem ausführlichen Referat, das mir zur

Verfügung stand, ist nicht erwähnt, daß sich die Zellen noch einmal geteilt hätten. v. MALMBORG (1933, 1934) beschreibt den farblosen saprophytisch in lockerem Humus lebenden Thallus des Lebermooses *Cryptothallus* als vollkommen normal entwickelt. Leider enthalten seine Angaben keinen Hinweis darauf, ob die farblosen Zellen Plastiden enthalten; nach allen sonstigen Erfahrungen müssen aber Plastiden wohl vorhanden sein. Erstaunlich ist es nach der Auffindung von *Cryptothallus*, daß von Lebermoosen ebenso wie von Laubmoosen keine Fälle von Albomaculatio bekannt sind (vgl. RENNER 1934). Beide Arbeiten lassen sich für unsere Fragestellungen nicht auswerten. —

Bei gewissen Algen scheint durch Plastidenverlust die Zellteilung nicht ganz aufgehoben, aber doch ungünstig beeinflusst zu werden. Nach TERNETZ (1912) tragen die im Licht bei Eiweißernährung plastidenfrei gewordenen Individuen von *Euglena* „deutlich das Gepräge der Minderwertigkeit“, vor allem ist ihre Teilungsgeschwindigkeit stark verringert (S. 495, 510). Ebenso fand PASCHER (1918, S. 48), daß apoplastide Zellen von *Chrysarachnion* in ihrer Teilung wesentlich gehemmt waren. — Aus solchen autotrophen Protophyten werden wohl heterotrophe Protozoen hervorgegangen sein, und wenn die Zellteilung auch hier streng an das Vorhandensein typischer Plastiden gebunden wäre, hätte die Tierwerdung sich nicht auf diesem Weg vollziehen können.

3. Plastiden-Plasma-Relation.

Daß Zellgröße und Chloroplastengröße in einem bestimmten Verhältnis stehen, wurde schon früher erkannt. Während HEITZ (1922) eine Beziehung zwischen Einzelchloroplastengröße und Zellgröße annahm, besteht nach BUDDE (1923) eine Zellvolumen-Zellchloroplastenoberflächenrelation. SCHRATZ (1927) fand, daß die festeste Beziehung zwischen freier Zelloberfläche und Gesamtchloroplastenoberfläche besteht. BUDDE und SCHRATZ betrachteten diese Korrelation unter dem Gesichtspunkt der Assimilationsleistung, besonders im Hinblick auf die Anlagerung und Aufnahme der CO_2 -Moleküle.

In meinen Versuchen wurde die Korrelation zwischen Zellgröße und Gesamtchloroplastengröße besonders bei der Bildung der Nebentrhizoiden und der chloronemabürtigen plastidenarmen, schlanken, orthotropen Fäden deutlich, in denen die Zellteilung trotz Teilungshemmung der Plastiden weiterging.

Das Verhältnis Plastidenmasse : Plasmamasse bezieht sich auf andere physiologische Leistungen als die Assimilation; es darf für den Ablauf

bestimmter Leistungen, wie der Zellteilung, einen Mindestwert nicht unterschreiten.

4. Das Rhizoidproblem.

Bei Rhizoidbildung an der Basis junger Moosknospen konnte gezeigt werden, daß die Moosknospen durch korrelative Beeinflussung die Ausprägung der Protonemafäden zu charakteristischen Rhizoiden steuern. Je größer die Moosknospe und damit ihr Einfluß wird, desto mehr tragen die neu aus der Basis auswachsenden Fäden schon in den ersten Zellen die Merkmale charakteristischer Rhizoiden: Die Plastiden werden kleiner, bei länglicher Form, und ihr Chlorophyllgehalt wird geringer.

Daß durch lebhafteres Wachstum die Moosknospe die Nährstoffe an sich reißt und dadurch ein gewisser Nährstoffmangel die Plastiden in den Rhizoiden hemmt, ist bestimmt in den Fällen ausgeschlossen, wo die Moosknospe und die Rhizoiden im Substrat oder der Nährlösung entspringen und allseitig von Nährstoffen gleichmäßig umgeben sind. Es kommt also wohl nur die Produktion von Wirkstoffen seitens der Moosknospe in Frage, die die Chlorophyllbildung in den Plastiden der Rhizoiden unterdrücken.

Diese Hemmung bewirkte auch, daß bei einer Verzweigung der Haupt- und Nebenrhizoiden die Mutterzelle des Seitenfadens vor der Zellteilung die Plastiden nicht in dem Maße vermehrte, wie es beim Chloronema der Fall war. Dadurch bekam die Spitzenzelle des Seitenfadens weniger Plastiden als die Spitzenzelle des Hauptfadens, was entsprechend der vermuteten Plastiden-Plasma-Relation zu einer Verengerung des Zellquerschnittes führte. So konnte die Plastidenzahl durch rasche Verzweigung schnell abnehmen, blieb aber innerhalb eines Hauptfadens weitgehend konstant.

Oben wurde gezeigt, daß sich normale Nebenrhizoiden morphologisch nicht von solchen Zellfäden unterscheiden, deren Plastidenteilung bei zunächst ungestörter Zellteilung künstlich gehemmt war. Die Hemmungswirkung, die bei der Bildung der Nebenrhizoiden unter natürlichen Bedingungen auftritt, konnte demnach durch experimentell hervorgerufene Hemmungen ersetzt werden. Überraschenderweise waren die von Atropin, Kokain und Coniin beeinflussten Fäden sogar wie echte Rhizoiden positiv geotropisch gewachsen. Man kann diese Kulturen daher geradezu als Modellversuche zum Studium der Nebenrhizoidbildung betrachten.

Die positiv geotropische Wuchsrichtung der Rhizoiden, die E. u. O. PRINGSHEIM (1935, S. 331) hervorgehoben, verdient meiner Meinung nach an erster Stelle bei einer Charakterisierung der Rhi-

zoiden genannt zu werden, da sie ja im engsten Zusammenhang mit ihrer physiologischen Aufgabe, der Stoffaufnahme steht (CORRENS 1899, S. 342). Die Experimente, die die Bedingungen des positiv geotropischen Wachstums klären sollten, haben noch nicht zum Ziel geführt. Die mitgeteilten Ergebnisse zeigen aber wenigstens, daß bei *Ceratodon* dieses wichtige Charakteristikum der Rhizoiden getrennt von ihren anderen Merkmalen vorkommen kann: ohne morphologische Plastidenveränderung und ohne Schrägstellung der Querwände¹⁾.

CORRENS (1899, S. 342) fand, daß die drei ihm wesentlich erscheinenden Rhizoidmerkmale: schiefe Scheidewände, blasse, kleine Plastiden, gefärbte Membranen, mit Chloronemamerkmalen in verschiedenen, für verschiedene Moosarten charakteristischen Kombinationen verbunden sein können. Interessant ist, daß sich in meinen Untersuchungen alle Rhizoidmerkmale isolieren und mit Chloronemamerkmalen an einem Objekt kombinieren ließen: Die positiv geotropische Wuchsrichtung wurde eben erwähnt; die Schiefstellung der Querwände konnte auch an rein positiv phototropischen Fäden auftreten, allerdings nicht so regelmäßig wie in typischen Rhizoiden; der Chlorophyllverlust war einmal im negativ geotropischen Dunkelprotonema, dann in positiv phototropischen Fäden in Bakterien- und alten Knopkulturen zu beobachten; die Braunfärbung der Membranen war bei Überangebot von Kohlehydraten, besonders bei gleichzeitiger Wachstumshemmung, auch am Chloronema zu erzielen; das von WESTERDIJK eingeführte Rhizoidmerkmal: Seitenfäden erster und weiterer Ordnung dünner als die Hauptäste, ist als mit Plastidenhemmung zusammenhängend erkannt und ebenso am Chloronema reproduzierbar.

Das weitere von WESTERDIJK angegebene Merkmal: farblose plasmareiche Spitze, könnte man wohl fallen lassen. Daß die Spitze farblos ist, hängt mit der schwachen Plastidenausbildung zusammen, und daß sie plasmareicher ist als die unteren Zellen, liegt daran, daß das Zellwachstum der Plastidenteilung vorausseilt, wie es nicht bloß in Rhizoidspitzen vorkommt.

5. Bemerkungen zur Plastidenstruktur.

Was die einzelnen pathologischen Veränderungen über den Plastidenaufbau aussagen können, ist sehr vorsichtig zu prüfen, denn sie können die ursprüngliche Struktur weitgehend zerstört haben.

Nach neuen Auffassungen liegt den Plastiden ein Schichtenbau zu-

1) Anmerk. bei der Korrektur: Nach den Erfahrungen von HEITZ (vgl. oben S. 72) kann negativer Phototropismus den positiven Geotropismus vertreten.

grunde, der in jüngster Zeit mit Hilfe des Elektronenmikroskopes bewiesen werden konnte (vgl. z. B. FREY-WYSSLING 1938; MENKE u. KOYDL 1939; KAUSCHE u. RUSKA 1940; MENKE 1940 a u. b). Bei der beginnenden Alkaloideinwirkung traten an der schmalen Chloroplastenseite erst feine, dann gröbere Streifen auf (vgl. dazu HEITZ 1936, S. 153), und in älteren Kulturen mit konzentriertem Hefeextrakt sah es aus, als ob die Plastiden in vorgezeichneten Schichten gespalten oder aufgeblättert wären. Ich möchte mit LÄRZ annehmen, daß hierin der Schichtenbau der Chloroplasten zum Ausdruck kommt.

Über die Verteilung des Chlorophylls geben die pathologischen Bilder keinen sicheren Aufschluß. Normale Chloroplasten ließen deutliche Granastruktur (vgl. z. B. HEITZ 1936 über *Mnium*, GEITLER 1937 über *Catharinea*) erkennen. Während aber z. B. bei *Helodea densa*, wo die Grana ziemlich locker verteilt sind, vor allem in den Riesenplastiden die Grana durch den ganzen Chloroplasten hindurch schichtweise wohl beobachtet werden konnten, war das bei *Funaria* und *Ceratodon* nicht möglich, da die Grana sehr dicht gepackt waren. Auch HEITZ 1936, S. 138) findet, daß Laubmoose keine besonders klaren Bilder geben. Im Verlauf der Quellung bei Alkaloid- oder Hefeextraktbehandlung mit Bestrahlung war dagegen immer zu beobachten, daß das Chlorophyll an der Oberfläche der Chloroplasten lokalisiert war. Nach dem Zusammenfließen der Grana wich nämlich mit Beginn der Quellung die grüne Schicht stellenweise auseinander und gestattete einen Blick in einen farblosen Innenbezirk, der, nach den Größenverhältnissen zu schließen, noch nicht die später sichtbare Vakuole sein konnte, also wohl nichts anderes als farbloses Stroma war. Ob die Grana schon vor der Quellung auf die äußere Schicht beschränkt waren, ist nicht zu entscheiden.

LÄRZ hielt eine Umänderung der Plastidenmembran zu einem dichteren Häutchen für die wesentliche Giftwirkung, die zur Vakuolisierung führt. Ich möchte außerdem für meine Objekte eine weitgehende Zerstörung oder Auflockerung des Stromagerüsts annehmen, da die Vakuolen fast immer aus dem Chloroplasteninnern herausbrachen. Oft war das Stroma von zahlreichen Vakuolen durchsetzt, während die Plastidenmembran noch einen Chloroplasten von annähernd normaler Gestalt umspannte.

V. Zusammenfassung der wesentlichen Ergebnisse.

Alle im Licht entstehenden Plastidendifferenzierungen bei Laubmoosen gehen auf Chloroplasten zurück.

In den Vegetationspunkten der Stämmchen und in den Eizellen sind die Plastiden zwar klein (etwa $0,5\mu$ groß) und schwach gefärbt, führen aber doch Chlorophyll. Auch der stärkehaltige Plastidenkörper der reifen Spermatozoiden fluoresziert im U.V.-Licht rot.

In den aus Sporen, an Chloronema oder aus Moosstämmchen erwachsenen Rhizoiden werden die Chloroplasten im Lauf der Zellteilungen und der Fadenverzweigung kleiner und blasser, bis sie in winzige Leukoplasten übergehen.

Wo in den Blattflächen (*Sphagnum*, *Leucobryum*; Blattflügel von *Dicranum*) oder in den äußersten Blattspitzen (z. B. *Bryum argenteum*, *Polytrichum piliferum*) Zellen farblos werden, enthalten die betreffenden Zellen in ihren Frühstadien doch ansehnliche Chloroplasten, die erst nachträglich degenerieren.

Protonema, das bei organischer Ernährung im Dunkeln farblos wird, enthält immer noch Leukoplasten, die sich in den älteren Zellen mit Stärke beladen. Durch Behandlung mit Preßsäften aus grünen Moosrasen oder auch aus grünen Maiskeimlingen wurden solche Protonemen in den Stand gesetzt, bei Lichtabschluß geringe Mengen von Chlorophyll in den wachsenden Zellen zu bilden. Die Erzeugung von Stammknospen, die im Dunkeln immer unterbleibt, war auch durch Zugabe solcher Preßsäfte nicht zu erzielen.

Der Versuch, in Protonemazellen künstlich Apoplastidie hervorzurufen, ist nicht geglückt, weder durch Dunkelkultur noch durch Schädigung mit spezifischen Plastidengiften, wie RbCl , Alkaloiden. Es wurden zwar mannigfaltige Degenerationerscheinungen und Wachsanomalien erzielt, wie sie von anderen Objekten schon beschrieben sind, aber Abtrennung plastidenfreier Zellen durch Hemmung der Plastidenteilung wurde nicht erreicht.

Im normalen Entwicklungsgang werden plastidenfrei die meisten Trennzellen (Tmemen) und oft die Endzellen der feinsten Verzweigungen der Rhizoiden. Eine Zellteilung wurde in solchen Zellen nie beobachtet, auch nicht nach Isolierung kleiner Fadenstücke, wobei die benachbarten plastidenhaltigen Zellen regenerierten. Das Wachstum isolierter Trennzellen kann auch bei völligem Fehlen von Plastiden ansehnlich sein, und an jungen Tmemen, die einige Plastiden enthielten, hat CORRENS Zellteilung gesehen.

Auch der normalen Zellteilung geht immer eine Teilung der Plastiden voran, und wenn die Plastiden geschädigt waren, erfolgt eine Zellteilung erst nach der Regeneration der Plastiden und nach deren Teilung.

Mit der Verschmälerung der Zellfäden geht immer eine Verringerung der Plastidenzahl Hand in Hand.

Es scheint nach diesen Erfahrungen, daß bei den Moosen die Teilung von Kern und Zelle an das Vorhandensein intakter Plastiden geknüpft ist.

Konstant blasse, durch Mutation chlorophylldefekte Plastiden wurden nirgends angetroffen.

Die vorliegende Arbeit wurde von Herrn Prof. O. RENNER angeregt und unter seiner Leitung im botanischen Institut der Friedrich-Schiller-Universität zu Jena von Mai 1940 bis Mai 1941 durchgeführt. Meinen Lehrern Prof. RENNER und Prof. TH. HERZOG bin ich für Unterstützung und Anregungen zu großem Dank verpflichtet.

Benutzte Literatur.

- BITTNER, Über Chlorophyllbildung im Finstern bei Kryptogamen. Österr. bot. Z. **55**, 302 (1905). — BOROVIKOV, Sur l'individualité des leucites. Bull. Jard. imp. bot. Pierre le Grand **14**, 426 (1914). Ref. im Bot. Cbl. **129**, 130 (1915). — BUDDE, Beiträge zur Anatomie und Physiologie des Blattes auf Grund volumetrischer Messungen. Bot. Arch. **4**, 443 (1923). — CORRENS, Untersuchungen über die Vermehrung der Laubmoose durch Brutorgane und Stecklinge. Jena 1899. — FREY-WYSSLING, Der Aufbau der Chlorophyllkörner. Protopl. **29**, 279 (1938). — GEITLER, Über den Granabau der Plastiden. Planta **26**, 463 (1937). — GOEBEL, K., Die Muscineen. In Schenk, Handb. d. Bot. II, 389 (1882). — Ders., Über Jugendformen von Pflanzen und deren künstliche Wiederhervorrufung. Sitzber. d. math.-phys. Kl. Bayer. Akad. Wiss. **24**, 447 (1897). — Ders., Einleitung in die experimentelle Morphologie der Pflanzen. Leipzig und Breslau 1908. — Ders., Organographie der Pflanzen. 3. Aufl., 2. Teil, Jena 1930. — GUILLIERMOND, MANGENOT, PLANTEFOL, Traité de cytologie végétale. Paris 1933. — HEITZ, Untersuchungen über die Teilung der Chloroplasten nebst Beobachtungen über Zellgröße und Chromatophorengreife. Diss. Heidelberg 1922. — Ders., Das Verhalten von Kern und Chloroplasten bei der Regeneration. Zschr. f. Zellforsch. u. mikr. Anat. **2**, 69 (1925a). — Ders., Einige Bemerkungen über Chloroplastenteilung und Chloroplastengreife. Biol. Zbl. **45**, 179 (1925b). — Ders., Untersuchungen über den Bau der Plastiden. Planta **26**, 134 (1936). — HEINZERLING, Der Bau der Diatomeenzelle mit besonderer Berücksichtigung der ergastischen Gebilde und der Beziehung des Baues zur Systematik. Bibl. Bot., Heft 69, 1908. — JAAG, Botrydina vulgaris Bréb. eine Lebensgemeinschaft von Moosprotonemen und Grünalgen. Ber. Schweiz. Bot. Ges. **42**, 169 (1933). — JANZEN, Die Jugendformen der Laubmoose und ihre Kultur. 35. Ber. d. Westpr. Bot.-Zool. Vereins 1912. — KABBADA, Plastidia kai Chondriosomata. Thessaloniki 1940. Ref. in Protopl. **35**, 486 (1941). — KARSTEN, Über farblose Diatomeen. Flora **89**, 404 (1901). — KAUSCHE u. RUSKA, H., Zur Frage der Chloroplastenstruktur. Naturwiss. **28**, 303 (1940). — KLEBS, Über die Organisation einiger Flagellatengruppen und ihre Beziehungen zu Algen und Infusorien. Unters. Bot. Inst. Tübingen **1**, 233 (1833). — Ders., Beiträge zur Physiologie der Pflanzenzelle. Ebenda **2**, 489 (1888). — KÜSTER, E., Die Pflanzenzelle. Jena 1935. — Pathologie der Pflanzenzelle. Teil II, Pathologie der Plastiden. Berlin 1937. — LANDER, The relation of the plastid to nuclear division in Anthoceros laevis. Americ. Jour. Bot. **22**, 52 (1935). — LÄRZ, Beiträge zur Pathologie der Plastiden. Flora **135**, 319 (1942). — LENOIR, Note de technique cytologique; une manipulation de travaux pratiques sur le chondriome. Rev. gén. Bot. **38**, 720—722 (1926). Ref. in Bot. Zentrbl. **10**, 66 (1927). — LORCH, Anatomie der Laubmoose. Linsbauers Handb. d. Pfl.-anatomie, Bd. VII/1, Berlin 1931. — LOUI, J. von, Fluoreszenzmikroskopische und zytologische Untersuchungen über die Frage der Individualität der Plastiden. Planta **12**, 191 (1931). — LWOOF u. DUSI, La sup-

pression expérimentale des chloroplastes chez *Euglena mesnili*. C. R. Soc. Biol. **119**, 1092 (1935). — MACKE, Untersuchungen über die Wirkung des Bors auf *Helodea canadensis*. Z. Bot. **34**, 241 (1939). — MALMBORG, S. v., *Cryptothallus* nov. gen., ein saprophytisches Lebermoos (Vorl. Mitt.). Annales Bryologici **6**, 122 (1933). — Ders., Weiteres über die Gattung *Cryptothallus*. Ibid. **7**, 108 (1934). — MENKE, Die Lamellenstruktur der Chloroplasten im ultravioletten Licht. Naturwiss. **28**, 159 (1940a). — Ders., Untersuchungen über den Feinbau des Protoplasmas mit dem Universal-Elektronenmikroskop. Protopl. **35**, 115 (1940b). — Ders. u. KOYDL, Direkter Nachweis des lamellaren Feinbaues der Chloroplasten. Naturwiss. **27**, 29 (1939). — MOTTE, Contribution à la connaissance cytologique des Muscinées. Ann. sc. nat. Bot. sér. 10, t. **10**, 293 (1928). — Ders., Cytologie (sc. des Bryophytes). In Verdoorn, Manual of Bryology. The Hague 1932, S. 129. — MÜLLER, K., Die Lebermoose in Rabenhorsts Kryptogamenflora. II. Abt. Leipzig 1912—16. — OEHLKERS, Der Einfluß der Plastiden auf den Ablauf der Meiosis. Naturwiss. **28**, 219 (1940). — PASCHER, Flagellaten und Rhizopoden in ihren gegenseitigen Beziehungen. Arch. f. Prot. **38**, 1 (1918). — PAUL, Beiträge zur Biologie der Laubmoosrhizoiden. Englers Bot. Jahrb. **32**, 231 (1903). — PRINGSHEIM, E. u. O., Physiologische Studien an Moosen. 3. Mitt. Die Züchtung von Laubmoosprotonemen im Dunkeln. J. wiss. Bot. **82**, 311 (1935). — RENNER, Die pflanzlichen Plastiden als selbstständige Elemente der genetischen Konstitution. Ber. d. math.-phys. Kl. d. Sächs. Akad. d. Wiss. **86**, 241 (1934). — SAPÉHIN, Untersuchungen über die Individualität der Plastide. Arch. Zellf. **13**, 319 (1915). — SCARTH, Colloidal changes associated with protoplasmic contraction. Quart. Jour. Exp. Physiol. **14**, 99 (1924). — SCHERRER, Untersuchungen über Bau und Vermehrung der Chromatophoren und das Vorkommen von Chondriosomen bei *Anthoceros*. Flora **107**, 1 (1915). — SCHIMPER, A. F. W., Untersuchungen über die Chlorophyllkörper und die ihnen homologen Gebilde. J. wiss. Bot. **16**, 1 (1885). — Ders., Über die Entwicklung der Chlorophyllkörper und Farbkörper. Bot. Zeitung **41**, 105 (1882). — SCHMITZ, Die Chromatophoren der Algen. Verh. d. naturhist. Ver. preuß. Rheinl. u. Westf. **40**, (1883). — SCHRATZ, Über Korrelationen zwischen Zellgröße und Chloroplastenmasse bei Moosen. J. wiss. Bot. **66**, 748 (1927). — SCHWEMMLE u. Mitarbeiter, Genetische und zytologische Untersuchungen an *Eu-Oenotheren*. Z. f. Vererbgs. **75**, 359 (1938). — SERVETTAZ, Recherches expérimentales sur le développement et la nutrition des mousses en milieux stérilisés. Ann. sc. nat. Bot. sér. 9, t. **17**, 111 (1913). — SEYBOLD u. EGLE, Über den physikalischen Zustand des Chlorophylls in den Plastiden. Bot. Arch. **41**, 578 (1940). — STRUGGER, Weitere Untersuchungen über die Vitalfärbung der Plastiden mit Rhodaminen. Flora **131**, 324 (1937). — TERNETZ, Beiträge zur Morphologie und Physiologie der *Euglena gracilis* Klebs. Jb. wiss. Bot. **51**, 436 (1912). — TISCHLER, Allgemeine Pflanzenkaryologie, 2. Aufl., 2. Hälfte. Linsb. Handb. d. Pfl.anatomie, Bd. II, Berlin 1942. — ULLRICH, Die Rolle der Chloroplasten bei der Eiweißbildung in den grünen Pflanzen. Z. Bot. **16**, 513 (1924). — WEIER, A study of the moss plastid after fixation by mitochondrial, osmium and silver techniques. I. The plastid during sporogenesis in *Polytrichum commune*. Cellule **40**, 261 (1931). — II. The plastid during spermatogenesis in *Polytrichum commune* and *Catharina undulata*. Cellule **41**, 51 (1931). — Ders., The structure of the chloroplast. Bot. Review **4**, 497 (1938). — WESTERDIJK, Zur Regeneration der Laubmoose. Rec. d. trav. bot. néerl. **3**, 1 (1906). — ZUMSTEIN, Zur Morphologie und Physiologie der *Euglena gracilis* Klebs. J. wiss. Bot. **34**, 149 (1900). — ZÜRN, Die Bedeutung der Plastiden für den Ablauf der Meiosis. (Untersuchungen zur Physiologie der Meiosis IX). Jb. wiss. Bot. **85**, 706 (1937). — Ders., Untersuchungen zur Physiologie der Meiosis X. Neue Beiträge zur Kenntnis des Einflusses der Plastiden. Z. Bot. **34**, 273 (1939).

Während der Korrektur erschienen: HEITZ, Die keimende *Funaria*-Spore als physiologisches Versuchsobjekt. Ber. D. Bot. Ges. **60**, 17—27 (1942a). Ders., Lebendbeobachtung der Zellteilung bei *Anthoceros* und *Hymenophyllum*. Ebenda, 28—36 (1942b).

Über Wechselbeziehungen zwischen Blütenbildung, Brakteenverlaubung und Sukkulenz der Laubblätter bei *Kalanchoë Bloßfeldiana*.

Von **Richard Harder, Otto Bode und Hans von Witsch.**

Mit 11 Abbildungen im Text und 1 Tafel.

(Aus den Botanischen Anstalten der Universität Göttingen.)

Kultiviert man *Kalanchoë Bloßfeldiana* in 8—9-stündigem Kurztag, so kommen die Pflanzen zum Blühen und die Laubblätter werden klein und sukkulent (HARDER u. v. WITSCH, 1940, I)¹). Bringt man statt der ganzen Pflanze nur ein einzelnes Blatt durch zeitweises Überziehen eines lichtdichten Säckchens in den Kurztag, so gehen von diesem Blatte Impulse aus, die ebenfalls die Anlage von Blüten veranlassen und durch Fernwirkung formative Einflüsse auf einen Teil der übrigen Blätter ausüben; welche Blätter das sind, hängt von ihrer Stellung zu den Leitungswegen des wirksamen Prinzips im Stengel ab (HARDER u. v. WITSCH, 1940, II, 1941; HARDER, BODE u. v. WITSCH, 1942). Eine Isolierung der bei diesen Vorgängen eingreifenden Wirkstoffe ist noch nicht gelungen, so daß nicht nur das blühenbedingende „Blühhormon“, sondern auch der formbeeinflussende Stoff, den wir „Metaplasin“ genannt haben (HARDER u. v. WITSCH, 1940, II, 1941), vorläufig noch rein hypothetisch ist. Selbst der klare Nachweis, daß es sich bei der Auflösung des Blühens und der Formbeeinflussung der Blätter überhaupt um zwei verschiedene Stoffe oder Stoffgruppen handelt, ist bei *Kalanchoë Bloßfeldiana* noch nicht sicher erbracht, weil beide Erscheinungen unter den gleichen Bedingungen entstehen und schwer von einander zu trennen

1) Anmerkung bei der Korrektur: Vor wenigen Tagen erhielten wir einen Sonderdruck der Arbeit von J. W. M. ROODENBURG „Vervroeging van de bloei bij *Kalanchoë Bloßfeldiana*“ (Weekblad voor de Kon. Ned. Mij. voor Tuinbouw en Plantkunde, 1939, **13**, 8 Seiten), von deren Vorhandensein wir bisher nichts wußten. In der Arbeit wird gezeigt, daß *Kalanchoë Bloßfeldiana* durch 10—11-stündigen Kurztag zum Blühen kommt; Angaben über die Sukkulenz und Gestalt der Blätter haben wir in der holländisch geschriebenen Veröffentlichung nicht gefunden.

sind. Wir haben zwar Blütenstandsanlagen an Pflanzen beobachtet, deren Blattsukkulenz niedrig war (HARDER u. v. WITSCH, 1940, I), gänzlich unerhöht war die Sukkulenz aber nicht, und es ist uns niemals gelungen, bei Pflanzen mit starker Blattsukkulenz die Blütenbildung zu unterdrücken und die Entwicklung rein vegetativ zu erhalten. Blütenbildung ist also bei *Kalanchoë Bloßfeldiana* zwar ohne besonders hohe Sukkulenz möglich, nicht hingegen, so scheint es, hohe Sukkulenz ohne Blütenbildung. Bei gewissen anderen Crassulaceen allerdings (v. DENFFER, 1941) findet die Verkleinerung und Sukkulenzsteigerung der Blätter zwar wie bei *Kalanchoë Bloßfeldiana* im Kurztag statt, das Blühen kommt aber im Langtag zustande, woraus sich ergibt, daß bei diesen Arten zwei verschiedene Stoffe oder Stoffgruppen vorliegen müssen. Diese Tatsache berechtigt aber zu der Folgerung, daß auch bei *Kalanchoë Bloßfeldiana* höchst wahrscheinlich zwei verschiedene Prinzipien vorhanden sein dürften.

Um diesen Verhältnissen bei *Kalanchoë Bloßfeldiana* weiter nachzugehen, haben wir die nachstehend besprochenen Untersuchungen gemacht. Dazu stellten wir genaue Messungen der Sukkulenz der Blätter an solchen Pflanzen an, bei denen das Blühhormon nicht in voller Menge, sondern in gewissen Abstufungen vorlag. Dadurch konnte geprüft werden, ob die Blattsukkulenz sich im gleichen Maße wie die Blühhormonmenge ändert, oder ob sie unabhängig davon ist. Als Test für die Menge des Blühhormons diente der Grad der Verlaubung der Infloreszenzen; denn man darf annehmen, daß die Blühhormonquantität um so geringer ist, je stärkere Verlaubung die Blütenstände aufweisen (HARDER, v. WITSCH u. BODE, 1942). Da wir die experimentelle Erzeugung verschieden starker Verlaubungsstadien ziemlich sicher in der Hand haben, so lagen keine grundsätzlichen Schwierigkeiten für die Untersuchung vor.

Außerdem haben wir auch noch geprüft, ob die Flächenverkleinerung und Sukkulenzzunahme der Blätter ausschließlich durch reine Kurztagwirkung zustande kommt, also typisch photoperiodisch bedingt ist, oder ob wenigstens bei der Fernwirkung auch Nährstoffströme mitwirken.

Methodik.

Die Versuche wurden mit jungen Pflanzen gemacht, die im Spätwinter in einem Versuchsgewächshaus im 16stündigen Tag ausgesät und hier auch aufgezogen worden waren. Abgesehen von der Zeit, in der sie ganz oder mit einzelnen ihrer Blätter in 9- oder weniger stündigen Kurztag kamen, erhielten sie nie weniger als 16 Stunden Licht. Der 16-Studentag wurde, soweit der natürliche Tag dafür zu kurz war, nach Sonnenuntergang durch zusätzliches elektrisches Licht (7 Lampen von 100 Watt, etwa 75 cm über dem Gipfel der Pflanzen auf eine Fläche von $1,5 \times 3,3$ m

gleichmäßig verteilt) hergestellt. Im Hochsommer war das Zusatzlicht natürlich überflüssig; die Pflanzen standen nun in natürlicher Tageslänge, erhielten also noch etwas mehr als 16 Lichtstunden täglich.

Die Kurztagsbehandlung einzelner Blätter wurde durch Überziehen von Säckchen aus schwarzem Stoff vorgenommen, die so gesetzt wurden, daß die betreffenden Blätter nur 9 oder weniger Stunden Tageslicht erhielten.

Die Pflanzen standen einzeln in Blumentöpfen von 9 cm oberem Durchmesser; alle Seitensprosse wurden sehr frühzeitig ausgebrochen, so daß die Pflanze nur aus dem unverzweigten Hauptsproß bestand.

I. Bedeutung von Schattierung und anderen Behandlungen.

Bringt man ein Blatt einer sich im 16-Studentag befindenden Pflanze durch ein lichtdichtes Säckchen, das von nachmittags 17 Uhr bis morgens 8 Uhr über dem Blatte verbleibt, in 9stündigen Kurztag, so werden die senkrecht über diesem Kurztagsblatt stehenden Blätter kleiner und sukkulenter, die auf der Gegenseite des Stengels inserierten Blätter der gleichen Blattpaare (die Blattstellung bei *Kalanchoë Bloßfeldiana* ist kreuzweise gegenständig) bleiben dagegen ganz oder doch fast ganz unbeeinflusst. Durch diese „Fernwirkung“ kommen sehr erhebliche Unterschiede bei den Blättern ein und desselben Paares zustande: Die Fläche des beeinflussten Blattes kann um 50 und mehr % kleiner und seine Sukkulenz um 50 % größer sein als die des Gegenblattes. Da durch die Abkürzung der täglichen Beleuchtungsdauer von 16 auf 9 Stunden eine erhebliche zeitliche Beschränkung der Photosynthese stattfindet, so ist es nicht ausgeschlossen, daß von dem Kurztagsblatt ein schwächerer Assimilationsstrom ausgeht als von dem Langtagsblatt und so die über dem Kurztagsblatt stehende Blattzeile eine andere Stoffzufuhr erhält als die sich über dem Langtagsblatt befindende Reihe. Hat man nun das Kurztagssäckchen sehr nahe am Gipfel der Pflanze gesetzt, so daß die über dem Versuchsknoten stehenden Blätter noch sehr klein und unentwickelt sind, so könnte der weitere Flächenzuwachs der über dem Kurztagsblatt inserierten jungen Blätter durch diese Ernährungsverhältnisse geringer bleiben als an den Gegenblättern, und der Größenunterschied zwischen den auf der „Versuchs“- und auf der „Langtagsseite“¹⁾ stehenden Blättern hätte vielleicht rein ernährungsphysiologische Gründe.

Wenn auch das Sukkulentwerden der Blätter auf der Kurztagsseite auf diese Weise kaum zu verstehen wäre, so könnte doch auch diese Erscheinung eine ernährungsphysiologische Basis haben, ein Punkt,

1) Der Einfachheit halber soll nachstehend die Seite des Stengels, auf der sich das Kurztagsblatt (= Versuchsblatt) befindet, „Versuchsseite“ oder „Kurztagsseite“, die Gegenseite „Langtagsseite“ genannt werden.

auf den uns Herr Kollege WINKLER-Hamburg brieflich aufmerksam gemacht hat. Bei den Crassulaceen findet bekanntlich nachts Bildung organischer Säuren statt. Wenn diese nun in einer langen Nacht in größerer Menge entstehen als in einer kürzeren und außerdem — so wollen wir annehmen — einen steigernden Einfluß auf die Sukkulenz ausüben ¹⁾, so würde von einem Kurztagsblatt ein stärkerer Strom dieser gestaltsbeeinflussenden Verbindungen ausgehen als von einem Langtagsblatt und somit auch die Sukkulenzsteigerung ohne Mitwirkung spezifischer Hormone zustandekommen können ²⁾.

Wir haben deshalb eine Versuchsserie angesetzt, bei der durch Schattierung, Abkürzung der Tagesdauer, Dauerverdunklung und Wegschneiden ganzer Blätter die Zufuhr der Assimilate und sonstiger Stoffwechselprodukte zu den gipfelnahen jüngsten Blättern variiert werden sollte. So kamen die folgenden Gruppen zustande:

Nr. 1—10 1 Blatt in 9stündigem Kurztage.

„ 11—20 = 1—10, aber das Kurztagsblatt durch Überziehen eines Säckchens aus dünnem weißen Stoff während des ganzen Tages schwach schattiert; Lichtdurchlässigkeit des Stoffes bei Sonne etwa 75 %, im Schatten etwa 66 %.

„ 21—30 = 11—20, Lichtschwächung aber durch dichterem Stoff auf etwa 50 bzw. 33 %.

„ 31—40 1 Blatt in 3stündigem Kurztage.

„ 41—50 1 Blatt in 16stündigem Langtag dauernd schattiert (wie bei 11—20).

„ 51—60 1 Blatt in 16stündigem Langtag dauernd stark schattiert (wie bei 21—30).

„ 61—70 1 Blatt durch ein schwarzes Säckchen dauernd verdunkelt.

„ 71—80 1 Blatt ganz weggeschnitten.

„ 81—90 ganze Pflanze im 16stündigen Langtag.

Der Versuch wurde am 30. VI. 1941 mit 90 Pflanzen (Aussaat 21. II. 1941) begonnen. Das behandelte bzw. weggeschnittene Versuchsblatt war bei Versuchsbeginn 1,3—2,0 cm lang. Oberhalb des Knotens mit dem Versuchsblatt — er sei Wirtel 0 genannt — befand sich bei

1) Die Sukkulenz ist ja durchaus wandelbar, je nachdem, welche chemischen Stoffe man den Pflanzen bietet (vgl. z. B. VAN EIJK, 1939, BÖTTCHER u. BEHLING, 1939).

2) Die auch von anderen Gesichtspunkten aus bereits eingeleitete chemische Untersuchung der Lang- und Kurztagsblätter mußte aus äußeren Gründen wieder zurückgestellt werden.

Versuchsbeginn nur noch ein kreuzständiges Blattpaar (Wirtel 1), dessen Blätter zwischen 0,2 und 0,5 cm lang waren; das senkrecht über dem Versuchsknoten stehende Paar (Wirtel 2) war noch zu klein, um gemessen zu werden. Wenn von dem behandelten Blatt irgend welche Wirkungen ausgingen, wurde das darüber stehende Blatt am Wirtel 2 und nach einer gewissen Zeit auch an dem allmählich zur Entwicklung kommenden übernächsten Wirtel in denkbar jungem Zustand von ihnen erreicht, so daß die Voraussetzungen für ein positives Ergebnis sehr günstig waren.

Am 17. X. wurden von je 5 Pflanzen jeder Gruppe¹⁾ die gesamten Blätter abgenommen und ihre Fläche und Sukkulenz ($= \frac{\text{mg Wassergehalt}}{\text{mm}^2 \text{ Oberfläche}}$) bestimmt. Bei den kreuzständigen Blattpaaren 1, 3 und 5 waren keine Unterschiede zwischen den beiden Partnern vorhanden; sie sind deshalb in Tabelle 1, die das Ergebnis des Versuches enthält, weggelassen.

Tabelle 1. Relative Flächen- und Sukkulenzwerte. Am Versuchswirtel wurde eines der Blätter behandelt; der Flächen- und Sukkulenzwert der senkrecht über dem nicht behandelten Blatt stehenden Blätter im Wirtel 2 und 4 ist = 1 gesetzt und derjenige der über dem behandelten Blatt stehenden darauf bezogen. Mittelwerte aus je 5 Pflanzen. Versuchsbeginn 30. VI. 1941, Messung 17. X. 1941.

	Wirtel	1 Blatt behandelt								Ganze Pflanze 16-Stunden- tag Nr. 81-90 unschattiert
		9-Stundentag			3-Stunden- tag Nr. 31-40 unschattiert	16-Stundentag		Nr. 61-70 dauernd verdunkelt	Nr. 71-80 abge- schnitten	
		Nr. 1-10 un- schattiert	Nr. 11-20 schwach schattiert	Nr. 21-30 stark schattiert		Nr. 41-50 schwach schattiert	Nr. 51-60 stark schattiert			
Fläche	2	0,47	0,47	0,64	0,92	1,00	1,02	0,99	1,08	1,02
	4	0,44	0,56	0,64	0,99	1,04	1,01	1,03	0,99	1,01
Sukkulenz	2	1,59	1,47	1,46	0,97	1,02	1,00	0,99	1,01	0,98
	4	1,38	1,32	1,33	0,98	0,96	0,99	1,01	0,98	0,98

An den Wirteln 2 und 4 traten dagegen teilweise Unterschiede auf. Die Werte der Tabelle sind folgendermaßen entstanden: An den Knoten 2 und 4 wurde zunächst für jede Pflanze einzeln der Flächen- und Sukkulenzwert jedes Blattes bestimmt, und hierauf wurden für die Blätter gleicher Stellung an den 5 Pflanzen jeder Versuchsgruppe die Mittelwerte gebildet. Der mittlere Flächen- wie auch Sukkulenzwert des-

1) Die anderen 5 Pflanzen wurden für andere Zwecke verwendet.

jenigen Blattes, das über dem nicht behandelten Blatt des Wirtels O stand — also auf der Langtagsseite —, wurde dann = 1 gesetzt und der des senkrecht über dem behandelten Blatt auf der „Versuchsseite“ stehenden darauf bezogen. Zahlen über 1 bedeuten in der Tabelle also sowohl bei der Fläche wie bei der Sukkulenz eine Steigerung, solche unter 1 eine Verminderung an dem auf der Versuchsseite stehenden Blatte im Verhältnis zum Gegenblatt des gleichen Wirtels.

Bei den Pflanzen, deren Versuchsblatt 9stündigen Kurztag erhielt, war nach 16wöchiger Versuchsdauer, wie zu erwarten, an den senkrecht über diesem stehenden Blättern eine starke Verkleinerung der Fläche wie auch Steigerung der Sukkulenz vorhanden (Nr. 1—10). Wären diese Umformungen eine Folge der durch die Tagesverkürzung bedingten Änderungen in den vom Kurztagsblatt gebildeten organischen Nahrungssubstanzen, so hätte sowohl eine weitere Abkürzung des Tages wie auch eine Schwächung der Lichtintensität diese Wirkungen noch verstärken müssen; das Gegenteil war aber der Fall: Lichtsenkung führte zu einer Abschwächung des Effektes (Nr. 11—30) — ein Ergebnis, das wir früher auch schon bei Schattierung ganzer Pflanzen erhalten haben (HARDER u. v. WITSCH, 1940, I) —, und die Tagesverkürzung auf 3 Stunden war bei der Sukkulenz gänzlich, bei der Fläche so gut wie wirkungslos. Wären die Nährstoffverhältnisse maßgeblich, so müßte weiter eine Lichtschwächung am Versuchsblatt auch ohne Kurztag (also bei Verbleib des Blattes im Langtag) sich auswirken, und Dauerverdunkelung müßte noch wirksamer sein; beides war aber nicht der Fall (Nr. 41—70). Auch das völlige Wegschneiden des Versuchsblattes (Nr. 71—80), das zu extremem Nahrungsausfall für das darüber stehende Blatt führen muß, blieb ohne Einfluß. Wenn die Zahlen in der Tabelle auch nur aus je 5 Versuchspflanzen gewonnen sind, so sind sie für unsere Zwecke voll ausreichend, weil es uns ja nur darauf ankommt, festzustellen, ob durch die ergriffenen Maßnahmen eine Steigerung der formativen Fernwirkung gegenüber derjenigen durch den einfachen 9stündigen Kurztag stattfindet oder nicht.

Nahrungsmangel durch Verminderung der Photosynthese infolge der langen Nacht kann also nicht die Ursache für die von einzelnen Kurztagsblättern ausgehende formative Fernwirkung sein. Auch besonders geartete nächtliche Dissimilationsstoffwechselvorgänge in der Langnacht können keine ausschlaggebende Rolle spielen, da durch den 3-Studentag keine Steigerung, sondern eine fast auf Null sinkende Abschwächung der formativen Wirkung erfolgte.

II. Blühtendenz und Blattsukkulenz.

a) Abstufungen in der Blühintensität und Verlaubung der Brakteen.

Am 26. X. 1941 wurden 152 kräftige Pflanzen mit meist 12 bis 15 Blattpaaren und 20—24 cm Höhe (Aussaat 21. II. 1941) aus dem 16-Stundentag in 8stündigen Kurztag gebracht und gleichzeitig in 4 Gruppen eingeteilt, die während der Nacht (17 bis 9 Uhr = 16stündige Langnacht) bei konstanter Temperatur von 8° C, 12° C, 18° C und 24° C aufgestellt wurden; bei Tage standen sie in einem normal temperierten Gewächshaus. Je 4 Pflanzen jeder Gruppe blieben eine bestimmte Zeit in der konstanten Nachttemperatur, nämlich 1, 2, 3, 4, 5, 7, 9, 11 und 14 Tage²⁾; dann wurden sie wieder in das normal temperierte Gewächshaus und gleichzeitig in den 16-Stundentag zurückgestellt; die Temperatur betrug hier nachts 18° C, tags meist 18° bis 24° C.

Wie wir andernorts bereits mitgeteilt haben (HARDER, v. WITSCH u. BODE, 1942), kamen die Pflanzen um so rascher zum Blühen, je mehr Kurztage-Langnächte sie erhalten hatten und je höher die Nachttemperatur dabei war. Nur bei der höchsten Temperatur und längsten Expositionszeit (also 24° während 14 Tagen) waren die sich entwickelnden Infloreszenzen am Stichtage (17. XII. 1941) fast



Abb. 1. Normales Dichasium mit unverlaubten Brakteen¹⁾.



Abb. 2. Blütenstand mit 4 aufeinanderfolgenden Gabelungen, die Enden in schwache Wickel auslaufend. Brakteen deutlich verlaubt.

1) An den Abbildungen 1, 3 und 4 fehlt das unterste Brakteenpaar (am Hauptspieß); es war zur Sukkulenzbestimmung abgenommen worden. Von der Größe dieser Brakteen kann man sich aus den Gruppenaufnahmen 5—8 eine Vorstellung machen.

2) Die 14 tägigen Serien wurden mit 6 Pflanzen besetzt.

oder völlig normal, alle anderen waren mehr oder weniger verlaubt, wobei sich eine sehr klare Beziehung zwischen der Stärke der Verlaubung und der Intensität der photoperiodischen Reizung ergab: Die Brakteen waren um so laubblattähnlicher, je geringer die Zahl der Expositionen und je niedriger die Langnachttemperatur gewesen war.



Abb. 3. Infloreszenz mit nur 3 aufeinanderfolgenden dichasialen Gabelungen, die Enden laufen in vegetative Zweige mit dekussierter Blattstellung aus. Nur 1 Blüte mit Kronblättern, die 3 anderen auf den Kelch reduziert. Brakteen sehr stark verlaubt.



Abb. 4. Dichasium auf 1 Gabelung und 1 Blüte beschränkt. Verlaubung sehr stark.

Am 17. XII., dem letzten Termin, über den wir bereits berichtet haben, waren die Blütenstände noch sehr klein und unentwickelt (einige Millimeter bis 5 cm), in der Zwischenzeit sind sie zur Entfaltung gekommen und lassen die Unterschiede zwischen den einzelnen Gruppen nun noch deutlicher erkennen. Einige der möglichen Typen sind in den Abb. 1—4 in verhältnismäßig großem Maßstab

sowie zur Übersicht in den Abb. 5—8 und auf Tafel I zusammengestellt. Anfang März 1942 boten die Gruppen folgendes Bild:

14 Langnächte¹⁾ bei 24° C. Alle Pflanzen hatten kräftige Infloreszenzen mit mehrfachen dichasialen Gabelungen gebildet, die in reichblütige Wickel ausliefen (Abb. 1). Ein Teil der Blüten war geöffnet (im Mittel 24 je Pflanze), die Mehrzahl aber noch geschlossen (im Mittel 154 Knospen je Pflanze) (vgl. Tab. 2). Die Brakteen

1) Da nur während der Nacht die Temperatur in den Gruppen verschieden war, wird nachstehend statt „Kurztag“ (8 Stunden) meistens „Langnacht“ (16 Stunden) gesagt werden.

waren bei den meisten Pflanzen völlig normal, bei zweien waren sie ein klein wenig vergrößert. Um einen Maßstab für die Brakteenverlaubung zu erhalten, wurde die Länge und Breite der größten Braktee jeder Pflanze gemessen; die beiden Zahlen (mm) wurden miteinander multipliziert



Abb. 5. Blütenstände der während 14 Langnächten bei 24° C exponierten Gruppe.

und so ein Flächenwert erhalten, der zwar nicht die wirkliche Größe wiedergibt, aber als relatives Maß zum Vergleich der Brakteenverlaubung der Pflanzengruppen miteinander gut verwendbar ist (Mittelwert aus allen Pflanzen der Gruppe 13). Die 6 Pflanzen der Gruppe zeigten in ihrer Blütenstandsentwicklung sehr schöne Übereinstimmung (Abb. 5).

Tabelle 2. Blüten- und Knospenzahl sowie Brakteengröße¹⁾ nach verschiedener Zahl 16stündiger Langnacht-(= 8stündiger Kurztags-)expositionen bei verschiedenen Temperaturen. Mittelwerte aus je 4–6 Pflanzen. Kurztagsbehandlung ab 26. X. 1941, Protokollaufnahme 28. II. 1942.

Expositionen	24° C			18° C			12° C			8° C		
	geöffnete Blüten	Knospen	Brakteen-größe	geöffnete Blüten	Knospen	Brakteen-größe	geöffnete Blüten	Knospen	Brakteen-größe	geöffnete Blüten	Knospen	Brakteen-größe
14	24	154	13	3	58	347	0,3	2	574	0	0	—
11	15	127	134	0	1	406	0	0,5	770	0	0	—
9	4	19	257	0,5	0,25	852	0	0	—	0	0	—
7	0	4	655	0	0	—	0	0	—	0	0	—
5	0	1	970	0	0	—	0	0	—	0	0	—
4	0	0	—	0	0	—	0	0	—	0	0	—
3	0,25	0	1440 ²⁾	0	0	—	0	0	—	0	0	—

11 Langnächte bei 24° C. Die Zahl der geöffneten Blüten wie der noch vorhandenen Knospen (s. Tab. 2 und Taf. I) war geringer als nach 14tägiger Exposition, vor allem war die Verlaubung der Brakteen bedeutend stärker (Mittelwert aus Länge \times Breite 134).

9 Langnächte bei 24° C. Wie Abbildung 6 zeigt, trat hier die Verlaubung der Brakteen bei allen 4 Pflanzen sehr stark in

1) An jeder Pflanze wurde das größte Exemplar herausgesucht und die angenäherte Größe seiner Blattfläche aus Länge und Breite ermittelt.

2) Nur an 1 Pflanze, die übrigen waren vegetativ.

Erscheinung (Mittel 257). Die Anzahl der geöffneten Blüten betrug im Mittel je Pflanze nur noch 4, und die mittlere Zahl der außerdem noch vorhandenen Knospen war auf 19 reduziert. In einigen Fällen



Abb. 6. Blütenstände der während 9 Langnächten bei 24° C exponierten Gruppe.

waren die Blüten auch nicht mehr normal ausgebildet, sondern Kron-, Staub- und Fruchtblätter waren nicht erkennbar, nur der Kelch war noch vorhanden.

7 Langnächte bei 24° C. Die Infloreszenz (Abb. 3) beschränkte sich hier auf rein dichasiale Gabelungen (höchstens bis zur 3. Ordnung), Wickel waren überhaupt nicht mehr vorhanden; auch bereits geöffnete Blüten fehlten, und die Mittelzahl der Knospen beschränkte sich auf 4, wovon $\frac{1}{3}$ bis auf den Kelch reduziert war. Die Enden der Dichasiumzweige liefen in reine Laubblattäste mit dekussierter Blattstellung aus. Die größten Blätter an den Infloreszenzen ergaben den relativen Mittelwert 655¹⁾.

5 Langnächte bei 24° C. Aus Abb. 7 ersieht man, daß die Infloreszenz zwar bei allen Pflanzen noch die Grundgabel aufwies, bei dreien folgte, wenigstens auf der einen Seite, auch noch eine dichasiale



Abb. 7. Blütenstände der während 5 Langnächten bei 24° C exponierten Gruppe.

Gabelung 2. Ordnung, die Zahl der Blüten war aber äußerst gering (1,25 je Pflanze, alle bis auf den Kelch reduziert), und die Verlaubung war noch stärker als bei der vorigen Gruppe (Mittelwert 970).

1) Zur Aufstellung des Verlaubungsmittelwertes wurde in allen Fällen das größte der sämtlichen an den Infloreszenzen vorhandenen Blätter benutzt. Bei starker Verlaubung ist es nicht mehr möglich, zu entscheiden, ob ein bestimmtes Blatt noch als Braktee oder schon als Laubblatt bezeichnet werden muß; der Übergang ist völlig gleitend.

4 Langnächte bei 24° C. Alle Pflanzen waren rein vegetativ.

3 Langnächte bei 24° C. 3 Pflanzen waren vegetativ, bei der 4. war es aber doch noch zur Bildung einer Infloreszenz gekommen, die aus einer einzigen dichasialen Verzweigung bestand, in der eine einzige, normale, geöffnete Blüte stand. Die beiden Äste liefen in reine Laubtriebe mit Blättern bis 1440 aus (ähnlich wie Abb. 4).

14—7 Langnächte bei 18° C. Bei 18° war die Infloreszenzbildung sehr viel schwächer als bei 24° (Tab. 2, Taf. I). Selbst nach 14tägiger Exposition waren im Mittel nur 3 Blüten je Pflanze geöffnet, wobei viele nur aus dem Kelch bestanden; die Verlaubung war stark. Die 14-Tageserie hatte ziemlich starke Streuungen, so daß die Pflanze auf Taf. I keinen ganz richtigen Eindruck vermittelt; die anderen Pflanzen waren stärker verlaubt. Nach 11 Langnächten war die Mehrzahl der Pflanzen völlig blütenlos, hatte aber noch eine dichasiale Verzweigung, und nach 9 Langnächten war die Minderung noch stärker. In beiden Fällen nahm die Verlaubung zu. Durch 7 Langnächte schließlich wurde bei 18° bei keiner Pflanze mehr die Blütenstandsbildung angeregt.

14—9 Langnächte bei 12° C. Nach 14tägiger Exposition waren zwar im Mittel nur 0,3 offene Blüten und 2 Knospen je Pflanze vorhanden (von denen 93 % nur aus dem Kelch bestanden), alle 6 Pflanzen (Abb. 8) hatten aber ein einfaches Dichasium ausgebildet, das aller-



Abb. 8. Blütenstände der während 14 Langnächten bei 12° C exponierten Gruppe.

dings rasch in reine Laubzweige auslief. Durch 11 Langnächte bei 12° traten zwar an den 4 Pflanzen nur noch im ganzen 2 Knospen auf, 3 von ihnen hatten aber einen unregelmäßig dichasialen Blütenstand (von denen einer gänzlich blütenlos war), während die 4. rein vegetativ war. 9 Langnächte bei 12° genügten bei keiner der Pflanzen zur Anlage von Infloreszenzen, und ebenso blieben alle Pflanzen bei 8° vegetativ.

Eindeutig liegt also in den Infloreszenzen eine Abnahme der Blütenzahl und der Zahl der Gabelungen sowie eine Zunahme der Verlaubung sowohl bei Verminderung der Anzahl der Langnächte wie bei Senkung der Tem-

peratur während dieser Langnächte vor. Diese Beziehungen sind für die Brakteengröße in Abb. 9 graphisch dargestellt.

Man darf also annehmen, daß die Menge des entstehenden Blühhormons mit zunehmenden Kurztagsexpositionen und steigender Temperatur größer wird.

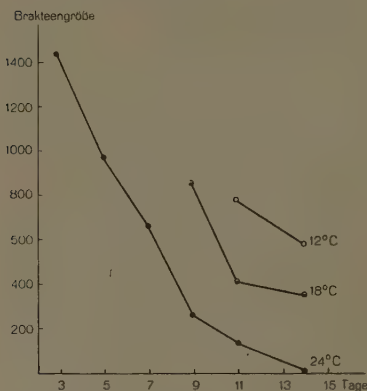


Abb. 9. Abhängigkeit der Brakteengröße von der Zahl der Langnachtexpositionen und der Temperatur.

b) Beziehungen zwischen Blühintensität und Sukkulenz.

Am 28. II. 1942 wurden alle blühenden und ein Teil der nicht blühenden Pflanzen des im Abschnitt a) besprochenen Versuchs zur Sukkulenzbestimmung entblättert. Nach Feststellung des Frischgewichtes wurde die Oberflächengröße der Blätter ermittelt und darauf ihr Wassergehalt bestimmt.

Die Relation $\frac{\text{mgr Wassergehalt}}{\text{mm}^2 \text{ Oberfläche}}$ gibt dann den Sukkulenzwert.

Die so erhaltenen Zahlen bestätigen unsere frühere Beobachtung (HARDER u. v. WITSCH, 1940, I), daß die Sukkulenz nicht bei allen Blättern einer Pflanze gleich stark ist, sondern daß sie mit zunehmendem Alter von der Spitze des Stengels gegen die Basis zunimmt. Für den Vergleich der Sukkulenz der Pflanzen untereinander können daher nicht beliebige Blätter benutzt werden, sondern dafür dürfen nur unter sich vergleichbare, größenordnungsmäßig gleichwertige Blätter gleicher Stellung am Stengel verwandt werden. Die ältesten Blätter an den unteren Teilen der Pflanzen kamen hierfür nicht in Betracht, weil sie, soweit sie überhaupt noch vorhanden waren, schon ausgewachsen waren, bevor die Kurztagsbehandlung überhaupt begonnen hatte. Auch die allerjüngsten waren ungeeignet, weil sie erfahrungsgemäß einen sehr niedrigen und uncharakteristischen Sukkulenzwert haben; das oberste bzw. die beiden höchsten Blattpaare wurden darum nicht benutzt, soweit ihre Fläche 3 cm² noch nicht erreicht hatte. Zur Verwendung kamen die nach unten anschließenden 6 Blattpaare, aus deren 12 Blättern der Mittelwert gebildet wurde. Für die 6 Pflanzen, die 14 Langnächte (16 Stunden) bei 18° erhalten hatten, ergaben sich z. B. die Mittelwerte 0,93; 0,97; 1,00; 0,88; 0,85 und 0,82; der Mittelwert für die

ganze Gruppe war also $0,91 \pm 0,026$. Die gesamten Mittelwerte der hier in Betracht kommenden 11 Gruppen sind in Tab. 3 wiedergegeben und in Abb. 10 graphisch dargestellt. Dabei sind nur diejenigen Pflanzen jeder Gruppe berücksichtigt, die Infloreszenzen gebildet hatten. Es

Tabelle 3. Brakteenverlaubung und Sukkulenz der Laubblätter bei verschiedener Anzahl verschieden temperierter Langnächte.

Langnächte (16 Stunden)	24° C		18° C		12° C	
	Brakteen	Sukkulenz	Brakteen	Sukkulenz	Brakteen	Sukkulenz
14	13	$1,12 \pm 0,045$	347	$0,91 \pm 0,026$	574	$0,79 \pm 0,035$
11	134	$1,06 \pm 0,015$	406	$0,85 \pm 0,071$	770	$0,70 \pm 0,045$
9	257	$0,97 \pm 0,023$	852	$0,69 \pm 0,027$	—	0,59
7	655	$0,85 \pm 0,048$	—	0,59	—	—
5	970	$0,77 \pm 0,011$	—	—	—	—
3	1440	0,61	—	—	—	—

kommt uns ja nicht darauf an, den mittleren Sukkulenzwert für jede Expositionsgruppe kennenzulernen, sondern es sollte ermittelt werden, ob Beziehungen zwischen der Sukkulenz und der Stärke der Blüh-tendenz (letztere beurteilt am Grade der Verlaubung der Brakteen) bestehen; die rein vegetativen Pflanzen mußten darum weggelassen werden.

Aus Tab. 3 wie Abb. 11 ergibt sich, daß mit zunehmender Verlaubung die Sukkulenz zurückgeht. Am sukkulentesten waren die Blätter bei den Pflanzen, die 14 mal bei 24° exponiert worden waren; wie im vorigen Kapitel besprochen worden ist, waren ihre Blütenstände reichblütig und größtenteils ganz normal entwickelt, nur wenige Brakteen waren etwas verlaubt, so daß der Wert aus Länge \times Breite bei ihnen nur 13 betrug. Mit verminderter Kurztagezahl stiegen die Brakteenwerte auf über 1000 (der sehr hohe Wert 1440 bei 24°/3 Tage ist kein

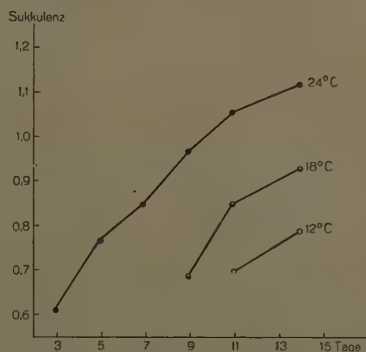


Abb. 10. Abhängigkeit der Sukkulenz der Laubblätter von der Zahl der Langnachtsexpositionen und der Temperatur.

Mittelwert, sondern stammt von der einzigen Pflanze dieser Gruppe, die eine Infloreszenz gebildet hatte, und ist wohl nur durch Zufall so besonders hoch), die Sukkulenz ging gleichzeitig auf 0,61 herunter und nahm damit einen Wert an, der sich mit dem der rein vegetativen

Pflanze so gut wie deckte (0,59). Bei 18°, wo die Verlaubung bei allen Expositionszeiten größer als bei 24° war, und noch mehr bei 12°, wo die Brakteengröße noch mehr gesteigert war, war auch bei allen Stufen die Sukkulenz der Laubblätter niedriger; auch bei diesen beiden Temperaturgruppen zeigte sich überall die schrittweise Abnahme der Sukkulenz mit zunehmender Verlaubungsintensität der Brakteen. Die Gruppen bestanden größtenteils aus nur 4 Pflanzen, und soweit diese nicht alle blühten, konnten sogar nur noch weniger Exemplare zur Mittelwertberechnung benutzt werden; die erhaltenen Zahlen können daher nur orientierenden Charakter haben — die Abnahme der Sukkulenz

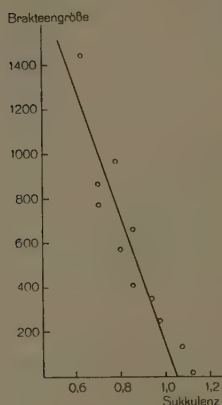


Abb. 11. Wechselbeziehung zwischen Verlaubungsintensität der Brakteen (Ordinate) und Sukkulenz der Laubblätter (Abszisse).

mit Verminderung der Blühtendenz ist aus ihnen aber völlig eindeutig erkennbar. Trägt man die Werte für die Brakteengrößen auf der Abszisse und die zugehörigen für die Sukkulenz auf der Ordinate eines Koordinatensystems ab, so kann man durch die erhaltenen Punkte annähernd eine Gerade legen (Abb. 11); die Verlaubung der Brakteen und die Steigerung der Sukkulenz verhalten sich also annähernd umgekehrt proportional zueinander.

III. Besprechung.

Die vorstehend mitgeteilten Versuche haben ergeben, daß jede Änderung der Blühtendenz mit einer entsprechenden Änderung der Sukkulenz verbunden ist: War die Ausbildung der Infloreszenz stark, so war die Blattsukkulenz hoch, war die Blühtendenz schwach, so war auch die Sukkulenz gering; alle Zwischenstufen in der Ausgestal-

tung der Blütenstände spiegelten sich stets in entsprechenden Sukkulenzstadien der Laubblätter wieder. Die angestrebte Trennung der Wirkung des Blühhormons und des Metaplasins ist also auf dem eingeschlagenen Wege nicht möglich. Man gewinnt aus unseren Versuchen im Gegenteil den Eindruck einer untrennbaren Verknüpftheit der einzelnen Blühtstufen mit bestimmten Gestaltsverhältnissen der Laubblätter. Zu der von vielen Pflanzen bekannten Umbildung der Laubblätter mit Beginn der Blühreife (TROLL, 1939, Bd. I, 2) gesellt sich in *Kalanchoë Bloßfeldiana* also ein weiteres Objekt, das noch dazu den Vorzug hat, weitgehenden Einblick in die verschiedensten Zwischenstufen der Reak-

tionen zu geben. Wir sind trotzdem überzeugt, daß für die Auslösung der Infloreszenzbildung und der Umgestaltung der Laubblätter nicht lediglich das Blühhormon verantwortlich ist, sondern daß für die Reaktion der Laubblätter ein besonderer Wirkstoff vorhanden sein muß. Da bei *Kalanchoë Bloßfeldiana* aber das Blühen wie die Formveränderung der Blätter durch den gleichen Außenfaktor, den Kurztag, bedingt wird, so ist es natürlich schwer, Bedingungen zu finden, unter denen die vermuteten beiden Hormone getrennt zur Wirkung kommen. So bleibt immer noch der Befund v. DENFFERS (1941), daß bei gewissen anderen Crassulaceen die Blütenbildung und die Gestaltsveränderung der Blätter nicht gleichzeitig sondern unter entgegengesetzten photoperiodischen Bedingungen zustandekommen, die wirksamste Stütze für unsere Annahme zweier verschiedener Wirkstoffe auch bei *Kalanchoë Bloßfeldiana*.

Wenn somit also die Antwort auf die Frage nach dem Vorhandensein von 2 verschiedenen Wirkstoffen weiteren Versuchen vorbehalten bleiben muß, hat die vorliegende Untersuchung doch gezeigt, daß unter den angewandten Bedingungen eine sehr ausgeprägte Wechselbeziehung zwischen der Verzweigungsintensität der Blütenstände, der Zahl ihrer Blüten, der Verlaubung der Brakteen und der Gestalt der Laubblätter besteht. Daß auch bei anderen Pflanzen ähnliche Korrelationen vorhanden sein können, zeigen die Beobachtungen UMRATHS (1940) über die Mengen der Blüten und Früchte sowie die Zahl der Dornen an den Laubblättern bei *Ilex aquifolium*.

Zusammenfassung.

1. An im 16stündigen Langtag stehenden Pflanzen von *Kalanchoë Bloßfeldiana* wurden einzelne Blätter in Kurztag von verschiedener Dauer gebracht (3—9 Stunden), in verschieden starkem Maße schattiert bzw. gänzlich verdunkelt oder ganz weggeschnitten. Aus dem Verhalten der senkrecht über dem Versuchsblatt stehenden Blätter konnte gefolgert werden, daß die von dem Kurztagsblatt ausgehende „Fernwirkung“ auf die übrigen Blätter nicht einfach in ernährungsphysiologischen Vorgängen bestehen kann, sondern spezifischer, photoperiodischer Natur sein muß.

2. Durch Veränderung der Zahl der Kurztage (= Langnächte) wie auch der Temperatur während der Langnächte kann man jeglichen Grad der Verlaubung der Infloreszenzen hervorrufen. Mit zunehmender Verlaubung verschwinden die Endwickel, in die die Infloreszenzäste normalerweise auslaufen, vollständig, an ihre Stelle treten häufig mehr

oder weniger normal beblättrte Laubsprosse; auch die Zahl der dichasialen Gabelungen geht stark zurück (eine Nichtausbildung der Dichasien zu Gunsten der Wickel wurde niemals beobachtet), und die Zahl der Blüten nimmt stark, schließlich bis Null ab; die verbliebenen Blüten werden teilweise oder alle bis auf den Kelch reduziert, während die Brakteen an Größe zunehmen und schließlich Form und Ausmaße der Laubblätter erreichen. Damit ist nun auch an voll entwickelten Infloreszenzen bestätigt, was wir früher in der Hauptsache nur an erst sehr jugendlichen Blütenstandsanlagen beobachtet haben.

3. Mit ansteigender Verlaubung der Infloreszenzen ist eine Zunahme der Sukkulenz der Laubblätter verknüpft. Bei sehr geringer Blühtendenz war der Sukkulenzwert nur wenig höher als an rein vegetativen Pflanzen; bei völligem Fehlen der Verlaubung stieg er um fast 100 % an.

Der Deutschen Forschungsgemeinschaft danken wir für die Unterstützung unserer Untersuchungen.

Literaturverzeichnis.

- BÖTTICHER u. BEHLING, Licht, Transpiration, Salzaufnahme und Blattstruktur. *Flora* **34**, 1 (1939). — DENFFER, VON, Über die photoperiodische Beeinflussbarkeit von Habitus und Sukkulenz bei einigen Crassulaceenarten. *Jahrb. f. wiss. Bot.* **89**, 543 (1941). — EIJK, VAN, Analyse der Wirkung des NaCl auf die Entwicklung, Sukkulenz und Transpiration usw. *Rec. trav. bot. néerl.* **36**, 559 (1939). — HARDER u. v. WITSCH, Über den Einfluß der Tageslänge auf den Habitus, besonders die Blattsukkulenz, und den Wasserhaushalt von *Kalanchoë Bloßfeldiana*. *Jahrb. f. wiss. Bot.* **89**, 354 (1940 I). — Dies., Über einen formbeeinflussenden Wirkstoff bei den Pflanzen. *Nachr. Ges. Wiss. Göttingen, Math.-phys. Kl. N. F. Fachgr. VI*, **3**, 255 (1940 II). — Dies., Über die Einwirkung von Kurztagsblättern auf im Langtage befindliche Blätter und Stengelteile der gleichen Pflanze. *Planta* **31**, 523 (1941). — Dies. u. BODE, Über Erzeugung einseitig und allseitig verlaubter Infloreszenzen durch photoperiodische Behandlung von Laubblättern (Untersuchungen an *Kalanchoë Bloßfeldiana*). *Jahrb. f. wiss. Bot.* **90**, 546 (1942). — TROLL, Vergleichende Morphologie der höheren Pflanzen. Bd. I, 2, Berlin 1939. — UMRATH, Blattform und Blütenzahl bei *Ilex aquifolium* L. *Ber. d. dtsh. bot. Ges.* **58**, 499 (1940).

Erklärung zu Tafel I.

Infloreszenzentwicklung und Brakteenverlaubung nach 5—14 maliger Langnachtsexposition bei 12—24° C (Nacht 16 Stunden, Tag 8 Stunden).

Beiträge zur Kenntnis der Rosanoff'schen Kristalle und verwandter Gebilde.

Von Ernst Küster.

Mit 16 Abbildungen im Text.

(Aus dem Botanischen Institut der Universität Gießen.)

I.

Unter den mir bekannten Objekten, die sich zur Untersuchung der Rosanoff'schen Kristalle eignen, dürfen die Stipularhüllen der Blätter von *Ficus elastica* besonders empfohlen werden; ihr Grundgewebe ist außerordentlich reich an umhäteten Kristallen; die Zellen, in welchen sie liegen, sind groß, die Zelluloseumhüllungen kräftig entwickelt, leicht aufzufinden und überdies durch große Formenmannigfaltigkeit ausgezeichnet.

Die umhäteten Oxalatmassen erscheinen im Grundgewebe der Stipulae fast durchweg in Form von locker gebauten und sogar krümeligen Drusen; selten sieht man umhüllte Einzelkristalle. Bei diesen und jenen ist die Hüllenbildung die gleiche.

Die Umhüllung besteht stets aus einer festen, klaren, farblosen Masse: sie nimmt die Form von Strängen und Bändern an oder die von ausgebreiteten Segeln. Die Zahl der Stränge, welche den umhäteten Kristall mit der Zellwand verbinden, schwankt von 2—8. Viele der nachfolgenden Abbildungen lassen erkennen, daß die im Lumen entwickelten zellulösen Massen einen wechselnd großen Anteil des Lumens in Anspruch nehmen. Die Zellulosestränge färben sich mit Chlorzinkjod und mit Rutheniumrot nicht anders als die Wände. Zwischen gekreuzten Nikols erweisen sie sich als kräftig doppelbrechend — positiv zu ihrer Längsachse.

Zellenmorphologisches Interesse bekommen die bei *Ficus elastica* angetroffenen Verhältnisse durch die wechselnde Form der im Lumen der Kristallzellen erscheinenden zellulösen Massen. In sehr vielen Fällen läßt sich leicht erkennen, daß es nicht mit der Bildung einer die Druse umspannenden Zellulosehülle sein Bewenden hat, sondern daß sehr beträchtliche Anteile des Zellinhalts zellulös geworden sind und in ihnen die von vielen Zellen her wohlbekannte Konfiguration

des Protoplasmas erhalten bleibt. Fig. 1 zeigt einen in der Längsrichtung der Zelle streichenden Zellulosestrang, der sich reichlich verzweigt: hier und da entstehen kräftige Seitenäste, die die Verbindung mit der Wand herstellen (Fig. 1 links), an anderen Stellen zarte Ästchen, die, wie wir annehmen dürfen, von der Wand abgerissen sind und im Lumen der Zelle frei endigen (Fig. 1 rechts); es sind dieselben Verzweigungsbilder, die von den Plasmasträngen bekannt sind. In anderen Fällen hat die zelluloseige Masse die Gestalt eines durch die Zelle gespannten, das Lumen unvollkommen fächernden Segels (Fig. 2); die Druse liegt in seiner Mitte oder exzentrisch; oft sperrt das Segel nur einen Teil des Lumens am Ende der langgestreckten Zellen oder zieht sich als Band durch die Mitte der Zelle (Fig. 3). Das Segel kann kreisrunde Foramina oder solche, die in der Längsrichtung des Plasmabandes oder Plasmasegels gestreckt sind, umschließen (Fig. 4). Gar nicht selten sieht man das Segel von mehreren Löchern durchbrochen und einen schmalen Saum der flächenartig entwickelten Masse den Rand der Zelle begleiten (Fig. 11).

In den mit Fig. 2 u. a. dargestellten Zellen füllt der Kristall einen erheblich geringeren Anteil des Zellenlumens als die zelluloseige Masse.

Die Form, die die zelluloseige Masse annimmt, spricht dafür, daß es sich bei ihrer Entstehung um eine Erstarrung des Protoplasmas handelt: entweder das typische Plasmafadensystem wandelt sich zu einem System von starren Zellulosesträngen (Fig. 1) — oder eine Plasmalamelle wird fest — oder die Plasmakonfiguration verarmt vor der Erstarrung, so daß nur eine schwächliche zelluloseige Hülle den Kristall umgibt, die durch kurze, kräftige Stränge mit der Wand verbunden wird.

Daß die zelluloseige Hülle ontogenetisch sich von einer flüssigen Masse ableitet, erschließen wir aus der Form der ersteren namentlich dann, wenn rund umrissene Foramina in dem Zelluloseschleier sichtbar werden, sowie aus den kreisrunden konkaven Bögen, welche den Umriß des letzteren bilden (vgl. Fig. 5); aus Bildern dieser Art erschließen wir zugleich, daß die Kristalle für die sie umgebende ursprünglich flüssige Masse bis zu ihrer Erstarrung benetzbar bleiben.

Weitere Ähnlichkeiten der festen Stränge der uns beschäftigenden Kristallzellen und der „flüssigen“ Plasmafäden der typischen lebenden Pflanzenzellen sehe ich in den bei *Ficus elastica* nicht seltenen Zerreißungen der Stränge. In Fig. 6 nimmt man zwei Strangfragmente wahr — sie sind mit spitz ausgezogenen Enden einander zugewandt. Ähnliches zeigt Fig. 7 — ob der rechts sichtbare Zellulosezapfen auch

zu den durch Zerreißung entstandenen Fragmenten des Strangsystems gehört, muß dahingestellt bleiben. Diese und viele ähnliche Stränge sind in der Mitte sehr dünn — wie Fäden einer plastischen, zähen Masse; die Enden der Fadenfragmente sind scharf zugespitzt. Wir folgern, daß sie durch mechanischen Zug deformiert und durchgerissen worden sind; fraglich bleibt, ob das Wachstum der die kristallführenden



Fig. 1. Zellulosebalken mit Kristalleinschluß aus den Stipulis von *Ficus elastica*. Reiche Verzweigung des Zellulosebalkens. — Hier, wie in den folgenden Figuren (2—11), sind die Zellulosebalken usw. durch Punktierung kenntlich gemacht, die Membranen der Zellen durch doppelte Kontur.



Fig. 2. Segelähnliche Ausbildung der Zellulosemassen.

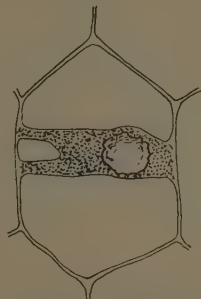


Fig. 3. Bandförmige Zellulosemassen.

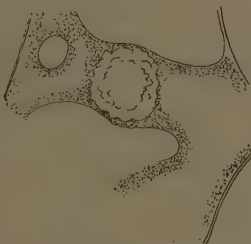


Fig. 4. Zellulosesegel mit kreisrundem Foramen.

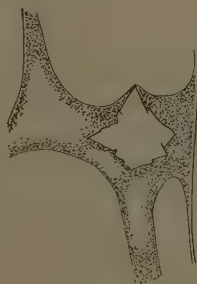


Fig. 5. Kreisbogen als Umriss des Zellulosesegels.

umgebenden Zellen hierbei den Ausschlag gibt. Fig. 6 u. 7 zeigen, daß die Streckung nicht immer genau in der Richtung des zelluloseigen Stranges erfolgt und die durch Zerreißung entstehenden Fragmente stumpfwinklig sich schneiden. Die Spitzen der Fragmente zeigen sich oft einander genähert (Fig. 7) — wir schließen auf elastische Verkürzung der Zellen. In Fig. 8 und 9 sind zwei haardünn ausgezogene Stränge sichtbar; zum Zerreißen ist es nicht gekommen, aber bei Entschwellung und Verkürzung der Zellen zu schlingenähnlicher Fältelung.

Die in Fig. 10 dargestellte Zelle zeigt einen abgerissenen zellulösen Strang von besonderer Länge; frei im Lumen endigende Fäden zeigte uns bereits Fig. 1.

Es ist schwer zu sagen, ob alle in späten Entwicklungsstadien der Stipulae

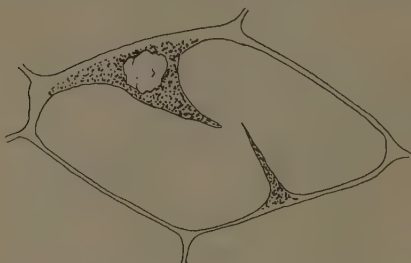


Fig. 6. Zerrissener Zellulosebalken.



Fig. 7. Drei Zellulosebalken — einer von ihnen ist zerrissen.



Fig. 8. Im Zellulosesegel liegen drei Foramina; ein schlingenartig geknickter Zellulosebalken.



Fig. 9. Der in der Längsrichtung der Zelle streichende Zellulosebalken ist geknickt.



Fig. 10. Der in der Längsrichtung der Zelle streichende Zellulosefaden ist zerrissen.

gefundenen Oxalatkristalle Balken und Segel der beschriebenen Art tragen; mit Bestimmtheit läßt sich aber feststellen, daß hie und da dieselben zellulösen Massen wie in den Kristallzellen auch in kristallfreien Zellen gefunden werden (Fig. 11). Kristallfreie Zellulosebalken sind auch von anderen Objekten her bekannt (vgl. KÜSTER 1935, 401).

Die kristallfreien Zellulosesegel und -stränge warnen uns davor, die hier erschlossenen Degenerationsveränderungen und die Erstarrung des Protoplasmas kausal oder final in allzu enge Beziehungen zu den Kristallen zu bringen. Nach FREY-WYSSLING (1935, 244) weist die Umhütung der Kristalle daraufhin, daß diese endgültig vom Stoffwechsel des Gewebes ferngehalten werden und die vom Organismus „ausgestoßen“ Mineralstoffe „lösungssicher abgekapselt“ werden; dieselben Umhüllungsmassen entstehen aber auch, wenn die Mineralstoffhäufungen ausbleiben.

Besonders kristallreiche Gewebe alter Stipulae, die ich im Frühjahr 1942 untersucht habe, wurden mit hypertonischen Lösungen (n KNO₃) behandelt: in allen Zellen wurde ein osmotisch kontrahierter Protoplast sichtbar — nur die Kristallzellen zeigten einen solchen nicht. Behandlung mit Neutralrot färbte den Zellsaft aller Zellen hellrot und ließ in ihnen sehr reichlich rote Niederschläge erscheinen — nur in den Kristallzellen blieben Zellsaftfärbung und Niederschlagsbildung aus. Ich habe bei den zum Abfallen sich anschickenden oder bereits abgefallenen Stipulis niemals Kristallzellen gefunden, die im Besitz leicht nachweisbaren lebendigen Protoplasmas mit den kristallfreien Nachbarzellen übereingestimmt hätten.

Plasmolyse und Vitalfärbung geben uns über das frühzeitige Absterben der kristallführenden Zellen auch für diejenigen Fälle Aufschluß, in welchen die Form der Zellen noch nicht ihr Absterben verrät; sehr viele kristallhaltige Zellen lassen allerdings schon an ihren konkaven Umrissen oder an der Vorwölbung der Nachbarinnen erkennen, daß sie selbst tot, die letzteren noch am Leben sind (Fig. 2 u. 10).

Wählt man jüngere Stipulae für die Untersuchung, so gelingt es bei einer Reihe von Kristallzellen noch plasmolysierbaren Inhalt nachzuweisen — eine oder zwei Plasmakugeln werden sichtbar; ihr Lichtbrechungsvermögen ist aber geringer als das der ebenso plasmolysierten kristallfreien Nachbarzellen, und an Reichlichkeit des Plasmas bleiben sie hinter diesen stark zurück. Mit Neutralrot gelingt es, hie und da in jugendlicheren Stipulis auch die Kristallzellen zu färben; ihre Neutralrotfärbung bleibt blasser als die der Nachbarzellen.

Ich schließe aus diesen Befunden, daß die mit starken Zellulosebalken usw. ausgestatteten Zellen bei Ausbildung der letzteren nicht



Fig. 11. Kristallfreies Zellulosesegel: einige Plasmiden (schwarz gefüllt!) haften an ihm.

ihren gesamten Vorrat an lebendigem Plasma preisgeben — bei geduldiger Musterung der Objekte findet man auch Kristallzellen, welche normale Chloroplasten bergen; indes ist ihr Zustand bereits der Nekrose nicht mehr fern; der Zellinhalt erscheint arm an Stoffen, der Plasma-belag mager. Über Leben und Kerngehalt der Kristallzellen hat namentlich BUSCALIONI (1896 b) sich geäußert. Ob die zelluloseige Degeneration des Protoplasmas in mehreren Schüben vor sich gehen kann, und ob der in plasmolysierten Kristallzellen erkennbare Plasmarest bei ungestörter Zytogenese ebenfalls noch der zellulösen Metamorphose hätte anheimfallen können, muß ich dahingestellt sein lassen.

Unsere Erörterungen über den Verfall der kristallhaltigen Zellen bringt die in den achtziger Jahren des vorigen Jahrhunderts zwischen WAKKER (1888) und KOHL (1889, 82 ff.) geführte Debatte über das Absterben der Rosanoffschen Zellen in Erinnerung. So abwegig auch WAKKERS Versuche, das Zustandekommen der Zellulosebalken zu erklären, sein mögen — hinsichtlich des frühen Todes der kristallführenden Zellen müssen wir ihm für unser Objekt wohl zustimmen. KOHL freilich verweist uns auf Objekte, in welchen für Zellen der gleichen Art der Nachweis von Protoplasma und Zellkern keine Schwierigkeiten macht, insbesondere auf das Hypoderm der Blätter von *Ficus elastica* und die in ihm liegenden umhüllten Kristalle. Leider vermochte ich an meinem Gießener Material wohl zahlreiche Hypodermdrüsen nachzuweisen, aber keine Zellulosestränge, die den Vergleich mit denen der Stipulargewebe hätten aushalten können.

Die Schönheit der Bilder, die die Präparate von *Ficus elastica* lieferten, gaben Anregung dazu, die Stipulargebilde anderer Ficusarten und hinfälliger Blätter anderer Gattungen auf Rosanoff'sche Kristalle zu untersuchen. Es kamen die Stipulae von *F. carica*, *F. stipulata*, *F. repens* und *F. Parzellii* fol. var. zur Untersuchung; bei sämtlichen genannten waren die Kristalle kleiner und minder zahlreich als bei *F. elastica*; hie und da waren mehrsträngige Rosanoff'sche Kristalle sichtbar, deren zelluloseige Hüllen aber an Größe, Mannigfaltigkeit und Deutlichkeit weit hinter denen der *F. elastica* zurückblieben. Ich untersuchte ferner die Knospenschuppen verschiedener Laubbäume — insbesondere von *Aesculus hippocastanum*, *Ae. parviflora*, *Acer*- und *Tilia*-Arten, sowie die hinfälligen Nebenblätter von *Fagus*. Nirgends fand ich Rosanoff'sche Kristalle, die so gute Aufschlüsse über die Beschaffenheit zellulöser Hüllen gegeben hätten wie die von *F. elastica*.

Die Zellulosekabel, die den umhüteten Kristall mit der Zellwand verbinden, erinnern an die Stränge, die LINSBAUER (1921) für die

Lithozysten von *Strobilanthes* beschrieben hat. Zutreffend vergleicht LINSBAUER die Zellulosebrücken seines Objektes mit denen der Rosanoff'schen Kristalle, deren Kabelsystem er aber viel weniger ausgeprägt findet als bei den *Strobilanthes*-Zystolithen. Für die Kristallzellen der *Ficus elastica* würde diese Feststellung nicht zutreffen. Mein Wunsch, durch eigene Anschauung über die Zellulosebrücken der *Strobilanthes*-Zystolithen mich zu informieren, war bisher nicht erfüllbar, da ich an dem mir zur Verfügung stehenden Gießener Material zwar entkalkte Zystolithen in großer Zahl fand, aber nirgends die zellulösen Verbindungsstränge.

Über die Entwicklungsmechanik der Zellulosestrangbildung vermag LINSBAUER keine Angaben zu machen; vielleicht — so meint der Genannte — ist sie ein auch entwicklungsmechanisch mit den noch umstrittenen „Stabkörpern“ vergleichbare Erscheinung; „Stäbe“ sind nach LINSBAUER auch im Mark von *Strobilanthes* zu finden¹⁾.

Die Formen, welche die Zellulosestränge und Zellulosebrücken bei *Ficus elastica* annehmen, entsprechen in so vielen Einzelheiten denen des typischen Plasmastrangsystems, daß ich jene von diesem direkt abzuleiten mich befugt glaube. Ich nehme an, daß die Bildung der die Rosanoff'schen Kristalle umgebenden Hüllen, Segel, Stränge und Fäden zellulös degeneriertes Protoplasma darstellen. Mit dieser Annahme nähere ich mich einer von BUSCALIONI (1896) vorgetragenen Auffassung; auf Grund seiner an den Samenschalen von *Magnolia* u. a. gesammelten Erfahrungen nimmt der Genannte an, daß ein den Kristall umspannendes Zellulosenetz unmittelbar von dem die Zelle früher füllenden Protoplasmanetz seinen Ausgang nimmt, indem alle Anteile des Plasmaleibes Zellulose zu bilden imstande seien; die Rosanoff-Membranen wiederholen „per filo e per segno l'intima struttura del protoplasma dal quale derivano“ (1896, 158). Unsere Annahme geht insofern noch weiter, als sie zunächst für *Ficus elastica* eine direkte Umwandlung der Protoplasmafäden in Zellulosestränge voraussetzt.

Vergeblich habe ich mich bemüht, an meinem Objekt röhren-

1) In Zellen, die in der Richtung der Organlängsachse nebeneinander liegen, habe ich zuweilen zellulöse Stränge beobachtet, die an dem nämlichen Punkt der die Zellen trennenden Querwand angeheftet waren und zusammen einen geraden „Stab“ bildeten. Aus solchen Befunden auf Zwillingsbildungen irgendwelcher Art zu schließen, halte ich nicht für zulässig; daß sich die Zellulosestränge benachbarter Zellen gelegentlich einander treffen, ist ein Zufallsprodukt. — Beobachtungen über Zellenreihen, die von gradlinigen Balken durchquert werden, haben z. B. schon WAKKER (1888) und WITTLIN (1896, 39) mitgeteilt.

förmige Zellulosebalken nachzuweisen; einige wenige Male habe ich geglaubt, bandförmige und leicht tordierte zu sehen; röhrenähnliche sind mir nicht begegnet. WITTLINS Mitteilungen gaben zu diesem Suchen Anlaß, da der Genannte (1896) nicht nur hohle, sondern auch mit Plasmaresten und Plastiden erfüllte Stränge beschreibt. Der Fall, daß zellulosig degeneriertes Protoplasma minder stark verwandelte Plasma- und Plastidensubstanz umschließt, ließe sich durch die Annahme einer unmittelbaren Umwandlung der Plasmastränge leicht erklären und durch einen Vergleich mit dem für *Bryopsis* und andere Objekte bekannten Verhalten erläutern (KÜSTER 1933); indessen legen mir die an *Ficus elastica* gesammelten Erfahrungen die Frage nahe, ob nicht dem genannten Autor Chloroplasten vorgelegen haben, die auf den Zellulosesträngen lagen.

Bei großzelligen Objekten wie *Bryopsis*-Schläuchen ist der Fall, daß relativ kleine Anteile des Protoplasmas zellulosig degenerieren und unmittelbar neben ihnen, ja sogar allseits von ihnen umschlossen lebendes Protoplasma gefunden wird, ein leicht nachweisbarer Fall (vgl. KÜSTER 1933). In den Haaren der *Urtica* können plasmatische Anteile von wechselnder Größe erstarren, und große Massen am Leben bleiben (KÜSTER 1935, 96), und KRABBE spricht davon, daß degeneriertes und intaktes Protoplasma unscharf gegeneinander abgesetzt sein können (1887).

II.

Wir haben vorhin auf die Ähnlichkeit hingewiesen, die zwischen den mit Zellulosesträngen ausgestatteten Oxalatkristallen und den von LINSBAUER beschriebenen Zystolithen besteht, um anzudeuten, daß ähnliche degenerative Veränderungen, wie wir sie für die Bildung der umfangreichen Rosanoff'schen Kristallbalken in Anspruch nehmen, auch in Zellen anderer Art sich abspielen und zur Bildung ähnlicher grobfädiger Strukturen führen können. Wir wollen nun Umschau halten, ob auch noch andere Inhaltskörper der Pflanzenzelle durch degeneriertes Protoplasma umhüllt werden können und bei diesen Nachforschungen uns gegenwärtig halten, daß das zu festen Massen degenerierte Protoplasma der Pflanzenzellen die verschiedensten Qualitäten annehmen kann (vgl. KÜSTER 1935, 92 ff.). —

Über festes, amorphes und kristallinisches Anthozyan ist seit MOLISCH (1905) von zahlreichen Autoren, besonders von GERTZ (1906—1914), wiederholt berichtet worden. Auf den nachfolgenden Seiten möchte ich die im Perikarp der Beeren von *Fuchsia procumbens*

auftretenden Anthozyanniederschläge beschreiben, da sie durch allerrhand Besonderheiten die Aufmerksamkeit der Zytomorphologen zu verdienen scheinen.

Untersucht man reife oder überreife Früchte der genannten Art, so findet man zwischen zahlreichen Grundgewebszellen, deren Vakuolen rosenrot gefärbt sind, vereinzelt oder in kleinen Gruppen andere, deren Farbstoffgehalt sich zu unregelmäßig gestalteten Ballen wechselnder Größe gesammelt hat oder in Form deutlich erkennbarer Kristalle ausgefallen ist. Dieser Befund entspricht dem von STARMACH (1928) für *Fuchsia sp.* mitgeteilten; eine Bevorzugung der Leitbündelscheiden, in deren Zellen der Genannte festes Anthozyan fand, ist mir an meinem Material nicht aufgefallen; über *Fuchsia*-Blätter und ihr Anthozyan hat GERTZ (1914, 419) einige Mitteilungen gemacht.

Wie an anderen Objekten nimmt das in den Zellen ausfallende Anthozyan auch im *Fuchsia*-Perikarp wechselnde Formen an. Selten ist die Bildung locker gehäufte nadel- oder prismaförmiger Kristalle (Fig. 12 a, b), häufiger ihre Vereinigung zu Stachelkugeln; zumeist sieht man fest gepackte Aggregate, die aus fast durchweg radial gestellten Einzelkristallen bestehen, oder kugelige Ballen, an deren Oberfläche noch zarte Kristallstacheln sichtbar zu sein pflegen (Fig. 12 c) — ungefähr dasselbe Bild, wie es MOLISCH (1905, Taf. VI, Fig. 1) für die Blattgewebe des Rotkohls veröffentlicht hat. Die Farbe der Kristalle oder Kristallaggregate kennzeichnet stets ein bläulich-roter Ton, der den Anthozyanlösungen des Zellsaftes abgeht. In vielen Präparaten erscheinen die Grenzen der kristallinen Ballen verwaschen — entweder umgibt den Krystallhaufen eine rote Zone, in der Anthozyan vielleicht in kolloidaler Form enthalten und am Übergang in die kristallinische Phase behindert worden ist, oder die Unschärfe kommt durch Ausbildung submikroskopisch zarter, kristallinischer Fäden zustande; manche feinste, farbige, nicht immer gradlinig verlaufende, sondern gekrümmte und miteinander verwebte Fasern, deren Dicke unter der Grenze des mikroskopisch Meßbaren liegt, sind vielleicht als Übergänge zwischen den deutlich sichtbaren und den submikroskopischen zu bewerten. Mich erinnern die feinsten Anthozyanfasern an die zarten

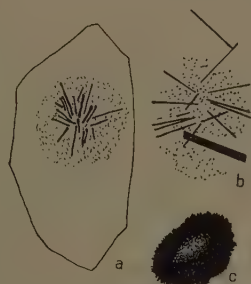


Fig. 12. Anthozyankristalle aus *Fuchsia procumbens* (Perikarp). a und b: schlanke Prismen von farblosen Granulis umlagert; c: Stachelkugel von Anthozyan.

Anthozyanschlingen, die GERTZ (1912, 28, Fig. 4 B) bei *Fagus* gefunden hat, oder an die für *Delphinium*-Blüten bekannten Anthozyanfadenknäuel (vgl. MOLISCH 1905, Taf. VI, Fig. 8). Schließlich erscheinen in den Zellen desselben Objektes tropfenähnliche Ausfällungen, die sich zwischen gekreuzten Nikols als optisch isotrop erweisen.

Farbstoffmassen dieser oder jener Art liegen einzeln in den Zellen oder zu mehreren (bis 6) in wechselnder Anordnung. Die größten erreichen einen Durchmesser von 20 μ . Manche von ihnen liegen in lebenden Zellen, deren Inhalt noch plasmolysierbar ($n \text{ KNO}_3$), und deren Zellsaft noch schwach rot ist; die meisten finden sich in toten Zellen.

Besonderes Interesse bekommen die Anthozyankörper der *Fuchsia* dadurch, daß nicht wenige von ihnen mit einer derben, farblosen Hülle sich umgeben. Mir scheint, daß man die unvollkommenen und vollkommeneren Grade der Hüllenbildung zu einer Reihe ordnen darf, an deren Beginn die sehr häufigen Fälle zu stellen wären, in welchen Anthozyanmassen oder auch lockere Gruppen von Anthozyankristallen von einer Schar farbloser Körnchen allseits umgeben erscheinen (Fig. 12). Wir finden weiterhin Anthozyankörper, die von einer farblosen, krümeligen Hülle umgeben sind, und schließlich keineswegs selten solche, bei welchen um jene eine glatt konturierte, klare, homogene Hülle sich entwickelt (Fig. 13). Anthozyankörper, deren Hülle 5—8 μ stark ist, sind häufig; bei vielen ist die Dicke an verschiedenen Stellen des Anthozyankörpers ungleich stark. Wie wechselnd das Größen- und Dickenverhältnis der Hüllen zu dem von ihr umschlossenen Anthozyankörper sein kann, zeigt Fig. 13, die zugleich über das wechselnde Größenverhältnis der Zelle zum Anthozyankörper Aufschluß gibt und mehrere Körper in einer farblosen Hülle zeigt. Besonders aufmerksam zu machen ist auf die Schichtung, die an vielen Hüllen zu erkennen ist (vgl. Fig. 13 b). Schwer zu beurteilen ist die radiale Struktur, die an manchen Hüllen — wenigstens streckenweise — sichtbar ist (Fig. 13 d); zuweilen hat es den Anschein, daß solche Strukturen durch Fältelung der Hüllsubstanz vorgetäuscht werden. Sektoriale Differenzierungen glaubt man zuweilen dann wahrzunehmen, wenn einzelne, durch Radialstrukturen gegeneinander abgesetzte Felder durch reichlichen Anthozyangehalt sich von den benachbarten unterscheiden (Fig. 13 d). Auf die radiale Struktur, die man zuweilen an sphärokristallähnlichen Vorsprüngen der Anthozyankörperhüllen sehen zu können meint, komme ich sogleich zurück. Daß konzentrisch übereinander liegende Schichten ungleich stark durch Anthozyan gefärbt sind, ist nicht selten. Das

mittelste Stück des Anthozyankörpers besteht im allgemeinen aus undurchsichtig gehäuften Anthozyankristallen; umgeben wird es zumeist von einer bröckeligen oder grob granulierten anthozyanreichen Masse (z. B. Fig. 13 b); seltener ist der Fall, daß der innerste Teil substanz-

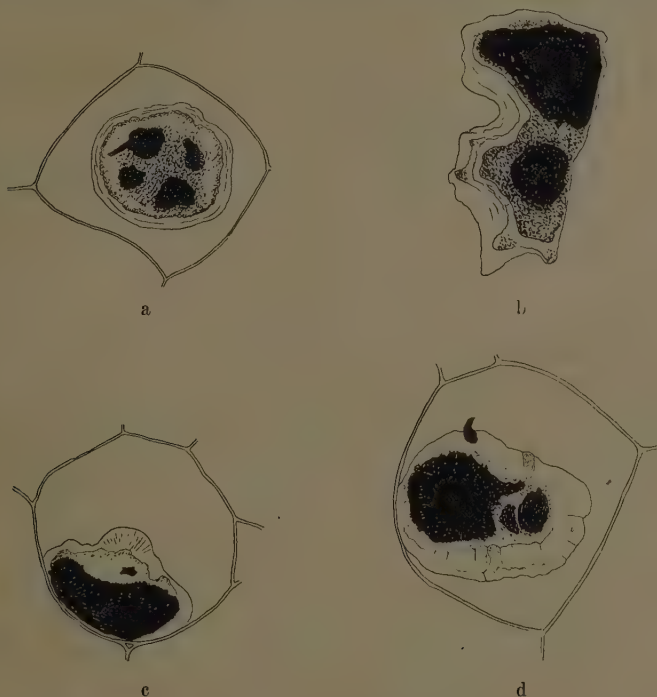


Fig. 13. Umbüllte Anthozyankörper. a: Geschichtete Hülle, vier Anthozyankörper; b: ausnehmend starke, deutlich geschichtete Hülle, hie und da (an den Spitzen und Zacken) rot gefärbt; zwei ungleich große Anthozyankörper. c: Die Hülle des Anthozyankörpers zeigt sphärokristallähnliche Vorsprünge. d: Mächtige Hülle mit sprungartigen, radial orientierten Strukturen und hie und da rot gefärbten Sektoren.

arm ist und von einer mehr oder minder lockeren granulierten Masse gebildet wird.

Besonderes Interesse verdienen die Anthozyankörper durch ihre farblose klare Hülle: ich halte diese für degenerativ verändertes Protoplasma, das zu einer festen klaren Masse geworden ist, und möchte diese Degeneration mit der für zahlreiche Objekte bereits bekannten zellulösen in eine Reihe stellen, obwohl alle Versuche, mit den bekannten

Zellulose- und Pektinreagentien charakteristische Färbungen zu erzielen, fehlgeschlagen sind.

Dieselben Gebilde auf optische Anisotropie zu prüfen, lag nahe, da die klare Beschaffenheit der hyalinen Hülle an mikrokristallinische Beschaffenheit denken ließ und überdies in vielen Fällen der Umriß der Hüllensubstanz nicht immer glatt ist, sondern zuweilen kristall-ähnlich geformte Zacken erkennen läßt. Dazu kommt, daß gar nicht selten sphärisch gewölbte Vorsprünge an den umhüllten Anthozyankörpern sich zeigen, an welchen ich einige Male feine radiale Strukturen wahrnehmen zu können glaubte. Ich habe immer wieder mit Hilfe des Polarisationsmikroskops nach optischen Kennzeichen der Sphärokristallnatur unserer Gebilde gesucht, habe indessen nirgends optische Anisotropie mit Sicherheit nachweisen können. Wiederholt fielen mir aber die aufleuchtenden Umrisse der sphäritenähnlichen Körper auf — namentlich da, wo Gruppen von ihnen in beträchtlichem Abstand von dem Anthozyankörper der Wand anlagen. Nicht selten werden zwischen gekreuzten Nikols kleine, stark doppelbrechende Kriställchen sichtbar, die einzeln oder zu mehreren in der Substanz der Hüllen eingebettet liegen. Herrn Prof. W. I. SCHMIDT (Gießen) danke ich sehr für die Unterstützung, die er mir zu Teil werden ließ; die Benutzung seiner Optik und besonders die Inanspruchnahme seines erfahrenen Rates haben meine Arbeit sehr gefördert. —

Zellulösige Degeneration des Protoplasmas tritt in Zellen verschiedenster Zugehörigkeit nach Eingriffen mechanischer und anderer Art ein und führt zur Ausbildung mannigfaltiger Formen (vgl. z. B. KÜSTER 1929, 141; 1935, 401). Auch in ihren chemischen Eigenschaften scheinen die als Produkte zellulöser Degeneration beschriebenen Körper sich beträchtlich voneinander zu unterscheiden. Umhüllung von zellfremden Einschlüssen durch degeneriertes Protoplasma liegt z. B. in den Wirtszellen mancher Mykorrhizen vor; den Fall, daß zelleneigene tote Bestandteile von zellulösig degenerierendem Protoplasma umhüllt werden, fanden wir bei der Bildung der Rosanoffschen Kristalle verwirklicht. Mit letzteren möchte ich auch unsere umhüllten Anthozyankörper vergleichen, wenn auch der Umstand, daß letztere nur in nekrotischen Zellen erscheinen, einen wichtigen Unterschied zwischen diesen und jenen bedeutet.

Wenn ich die homogenen Hüllen der Anthozyankörper mit früher beschriebenen Bildungen zellulösig degenerierten Protoplasmas zusammenstelle, so begründet sich diese Beurteilung vorzugsweise auf morphologische Befunde. Zuweilen trifft man Zellen an, in welchen der hyaline

Mantel in Spitzen ausläuft, die an die Formen kontrahierter Protoplasten erinnern, die hie und da durch Plasmafäden mit der Wand in Verbindung stehen (vgl. Fig. 14); Zackenbildung anderer Art liegt wohl mit den auf Fig. 13b erkennbaren Spitzen der umhüllten Anthozyankörper auf, die ich auf Zusammensinken und Fältelung der erstarrten oder im

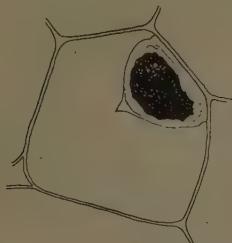


Fig. 14. Die Form der Hülle wiederholt die an kontrahierten Protoplasten oft sichtbare.

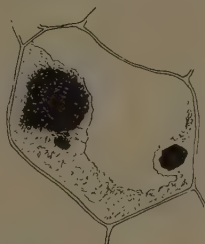
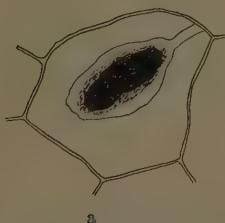
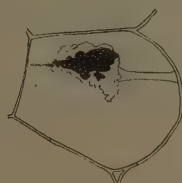


Fig. 15. Die Hüllsubstanz wiederholt Form und Lage des normalen wandständigen Plasmabelags.

Erstarren begriffenen Hüllsubstanz zurückführen möchte. In anderen Zellen fiel mir die gewaltige Ausdehnung der hyalinen degenerierten Massen auf, die als schollige, krümelige Schicht den größten Teil der Wand in Anspruch nahmen (Fig. 15). Höchst auffällig, allerdings nicht eben häufig sind die gestielten Anthozyankörper: die roten Einschlüsse



a



b

Fig. 16. Gestielte Hüllen. a: glatt umrissene, starke Hülle ($64\ \mu$), der Stiel $8\ \mu$ lang; b: unregelmäßig geformte, mit „Sphärökristallen“ ausgestattete Hülle, deren „Stiel“ in Form und Lage einem Plasmastrang gleicht.

sind nicht nur von einer hyalinen Hülle umgeben, sondern auch durch einen ebenso hyalinen Stiel ($5-7\ \mu$ Dicke) mit der Zellwand verbunden (vgl. Fig. 16). —

An Objekten verschiedenster Art sind Fälle der zellulösen Degeneration beobachtet worden, in welchen Plasmastränge zu festen Kabeln erstarrten (KÜSTER 1935, 94, 401); diese sind entweder glasklar und

zylindrisch glatt geformt oder leicht körnig und an der Oberfläche chagriniert rau — solche fand ich bei *Bryopsis*, *Hydrocharis*, neuerdings in den spitzen Borstenhaaren von *Borrigo* u. a. Solche Stränge erscheinen auch bei *Fuchsia*; die Form der hyalinen Masse läßt wiederum auf ihre Herleitung vom Protoplasma schließen.

Die gestielten Anthozyankörper sind den Zystolithen der *Urticales* nicht unähnlich, unterscheiden sich von ihnen freilich dadurch, daß sie nicht frei in das Lumen zu hängen, sondern irgendwo der Wand anzuliegen scheinen. Entwicklungsgeschichtlich besser gerechtfertigt ist der Vergleich unserer Anthozyankörper mit den Rosanoffschen Kristallen, den von BUSCALIONI in *Vicia narbonensis* (1896) und besonders den von demselben in *Juncus* gefundenen gestielten Stärkekornhüllen (1899). In allen Fällen handelt es sich um die Abkapselung zelleigener Bestandteile; bei den Anthozyankörpern geht das Protoplasma bei diesen Vorgängen zugrunde; wieweit die von den Autoren beschriebenen Oxalat- und Stärkeenzystierungen in diesem Punkte mit den hier beschriebenen übereinstimmen, bleibt fraglich.

Anthozyankristalle, die von einer glasklaren Hülle degenerierten Protoplasmas umgeben werden, sind wohl keine Besonderheit des *Fuchsia*-Perikarps. Ich erinnere mich, ähnliches im Petalengewebe dunkelroter Rosen gesehen zu haben, deren Zellen freilich sehr viel kleiner sind als die des *Fuchsia*-Perikarps und daher die Untersuchung ihrer Einschlüsse schwer machen.

Nach POLITIS (1911) sind die von ihm für *Billbergia* u. a. beschriebenen „Cyanoplasten“ von einer Hülle umgeben; die „Cyanoplasten“, die SOLEREDER (1907) in den Blättern von *Cyanastrum cordifolium* fand, sind nach ihm ebenfalls umhüllt. Ob diese Hüllen mit denen unserer Anthozyankörper verglichen werden dürfen, muß fraglich bleiben.

Bei *Medicago sativa* (Vexillum) fand MOLISCH (1905, 154) neben den dunklen Anthozyanausfällungen einen farblosen Körper, der den farbigen rings umschloß oder an zwei einander gegenüberliegenden Seiten umsäumte. Auch hier läßt sich auf die in der Literatur vorliegenden Angaben hin nicht entscheiden, ob die beschriebenen Hüllenbildungen mit den für *Fuchsia* oben behandelten zu vergleichen sind. —

SCHORR (1935) beobachtete Anthozyankristalle, die intra vitam von der Vakuole in das Protoplasma gelangt waren; von einer Degeneration des Protoplasmas oder einer Hüllenbildung rings um den Kristall war in ihren Präparaten nichts zu erkennen.

Zusammenfassung.

1. Als ein zur Untersuchung der Rosanoff'schen Kristalle besonders geeignetes Objekt werden die Nebenblätter von *Ficus elastica* genannt: Kristallzellen und Kristalldrüsen sind groß, ihre Zellulosehüllen sehr mannigfaltig und leicht auffindbar.

2. Die Zellulosehüllen entwickeln derbe Stränge, zarte Fäden, ausgedehnte Lamellen; ihre Bildung geht auf zellulösige Degeneration des Protoplasmas zurück. Dieser Degeneration fällt nur ein Teil des Protoplasmas anheim.

3. Die Zellulosemassen wiederholen die von der kristallfreien normalen Zelle her bekannten Formen der Plasmakonfiguration.

4. Die Kristallzellen gehen frühzeitig zugrunde. —

5. Im Perikarp von *Fuchsia procumbens* finden sich große kristallinische Anthozyankörper.

6. Die Anthozyankörper von *Fuchsia* sind oft von einer meist hyalinen Hülle umgeben, deren Form auf ihren plasmatischen Ursprung weist.
















7. Die Hüllen sind klar oder körnig, farblos oder anthozyanfarben, schwächtigt oder mächtig, homogen oder geschichtet; sie sind optisch stets isotrop.

8. Durch Entwicklung von Stielen, die den umhüllten Anthozyankörper mit der Zellwand verbinden, werden die Körper den Rosanoff'schen Kristallen und ihren Membranhüllen ähnlich, desgleichen den von BUSCALIONI beschriebenen umhüllten Stärkekörnern.

Literaturverzeichnis.

BUSCALIONI, L., Sopra un caso rarissimo di incapsulamento dei granuli d'amido. *Malpighia* **10** (1896 a). — Ders., Studi sui cristalli di ossalato di calcio. *Malpighia* **9**, 469; **10**, 3/125 (1896 b). — Ders., Sopra un nuovo caso di incapsulamento dei granuli di amido. *Malpighia* **13**, 1 (1899). — FREY-WYSSLING, A., Die Stoffausscheidung der höheren Pflanzen. Monogr. Gesamtgebiet d. Physiol. d. Pflanzen u. Tiere **32**. Berlin 1935. — GERTZ, O., Studier öfver anthocyan. Akad. Afhandl. Lund (1906 a). — Ders., Ett nytt fall af kristalliseradt anthocyan. Bot. Not. 295 (1906 b). — Ders., Om persisterande stipler hos *Fagus silvatica* L. En Studie öfver habituellt bladasymmetri. Ark. f. Bot. **11**, No. 10 (1912). — Ders., Nya jakttagelser öfver anthocyan-kroppar. Sv. Bot. Tidskr. **8**, 405 (1914). — KOHL, F. G., Anatomisch-physiologische Untersuchungen der Kalksalze und Kieselsäure in der Pflanze. Marburg 1889. — KRABBE, G., Ein Beitrag zur Kenntnis der Struktur und des Wach-

tums vegetabilischer Zellhäute. Jahrb. f. wiss. Bot. **18**, 346 (1887). — KÜSTER, E., Über Zellsaft, Protoplasma und Membran von Bryopsis. Ber. d. D. Bot. Ges. **51**, 526 (1933). — Ders., Die Pflanzenzelle. Jena 1935. — LINSBAUER, K., Über die kalkfreien Zystolithen der Acanthaceen. Ber. d. D. Bot. Ges. **39**, 41 (1921). — MOLISCH, H., Über amorphes und kristallisiertes Anthocyan. Bot. Ztg. **63**, Abt. 1, 145 (1905). — POLITIS, J., Sopra speciali corpi cellulari che formano antocianine. Atti Accad. Lincei Rendic. **20**, 828 (1911). — SCHORR, L., Anthozyan im Protoplasma. Beiträge zur zellenphysiologischen Methodik. Ztschr. f. wiss. Mikrosk. **52**, 369 (1935). — SOLEREDER, H., Über die Cyanocysten von *Cyanastrum cordifolium* Oliv., mit Bemerkungen über die systematisch-anatomischen Merkmale von *Cyanastrum*. Beih. Bot. Zentralbl. Abt. I, **33**, 298 (1917). — STARMACH, K., Występowanie stałego antocyjanu w owocach *Decaisnea Fargesii* i *Fuchsia* sp. (Das feste Anthocyan in *Decaisnea*- und *Fuchsia*-Früchten.) Acta Soc. botan. Poloniae **5**, 246 (1928). — WAKKER, J. H., Studien über die Inhaltskörper der Pflanzenzelle. Jb. f. wiss. Bot. **19**, 423 (1888). — WITTLIN, J., Über die Bildung der Kalkoxalat-Taschen. Bot. Zentralbl. **67**, 33 (1896).

	24° C	18° C	12° C
14 Nächte			
11 Nächte			
9 Nächte			
7 Nächte			
5 Nächte			

Pflanzensoziologie

Eine Reihe vegetationskundlicher Gebietsmonographien

Herausgegeben von der Reichsstelle für Naturschutz

Band 1: **Vegetationskunde von Ostpreußen.** Von Dr. H. Steffen, Allenstein.
Mit 67 Abbild. im Text. XIV, 406 S. gr.8° 1931 RM 22.—, geb. 24.—

Band 2: **Vegetationskunde der Karawanken.** Bearbeitet von Erwin Aichinger,
Forstmeister in Klagenfurt. XIII, 329 S. gr.8° 1933 RM 17.—, geb. 18.50

Band 3: **Botanische Wanderungen im Riesengebirge.** Von Dr. Kurt Hueck,
wissenschaftl. Mitarbeiter der Reichsstelle für Naturschutz. Mit 51 Abb. im
Text und 1 zwölfarb. Karte (1:25000). VIII, 116 S. gr.8° 1939
RM 14.—, geb. 15.50

Band 4: **Vegetationskunde des Schwarzwaldes.** Von J. und M. Bartsch. Mit
2 Karten und 65 Abb. im Text. X, 229 S. gr.8° 1940 RM 12.—, geb. 13.50

Als 5. Band erschien jetzt:

Vegetationskunde der Vogesen

Von

E. Issler

Mit 44 Abbildungen im Text

VII, 192, S. gr.8° 1942 RM. 7.50, geb. 9.—

Inhalt: **I. Lage, Boden, Oberflächengestalt des Untersuchungsgebietes. / II. Das Klima. / III. Die Höhenstufen und die 1000-m.-Höhengrenze. / IV. Phänologische Beobachtungen und die Höhengrenzen einiger Kulturgewächse. / V. Die Pflanzengesellschaften.** A. Die Wälder. 1. Der kalkholde Flaumeichenbuschwald der Kalkvorhügel. 2. Der bodensaure Traubeneichenniederwald der Silikatvorberge der Vogesen. 3. Die Laubmischwälder der unteren Bergstufe. 4. Der Buchen-Tannenwald. 5. Der Buchenwald der oberen Bergstufe. 6. Der Tannen-Fichtenwald. 7. Waldkiefernbestände. B. Die Heiden. 1. Die kalkholde Felsheide der Vorhügel. 2. Die bodensaurere Felsheide der Silikatvorberge. 8. Die Ginsterheiden der mittleren Bergstufe. 4. Die Zwergstrauchheide der hohen Vogesen. C. Die Moore der hohen Vogesen. 1. Die Flachmoore, 2. Die Hochmoore. D. Die Wiesen. 1. Die Honiggraswiesen. 2. Die Glatthaferwiesen, 3. Die Straußgraswiesen der höheren Lagen. 4. Naturwiesen und Hochstaudengesellschaften. E. Die subalpine Quellflur. F. Geröll- und Felsspaltenflora. G. Die Seen. H. Kulturformationen und ihre Unkrautflora. Alte Heilpflanzen in Hausgärten der Talbewohner. / **VI. Bemerkungen zur Waldgrenze in den Vogesen. / VII. Die Waldentwicklung in den Vogesen nach der Eiszeit und die Einwanderung gebietsfremder Florenelemente. / VIII. Zusammenstellung der gefundenen pH-Werte. / Schriftenverzeichnis. Anhang.**

Wenn auch die Kenntnis der Pflanzenarten und ihrer Formenkreise unerlässlich ist und auch bleiben wird, da auf diesem Gebiet noch lange nicht alles getan ist, darf sie doch nicht Endzweck sein. Eine der vornehmsten Aufgaben der floristischen Heimatforschung besteht darin, die Beziehungen der Pflanze, sowohl als Einzelwesen wie auch als Glied einer Gesellschaft, zur Umwelt aufzusuchen und, soweit möglich, eine Erklärung für ihr Vorkommen zu geben.

Durch die Neugründung der alten „Philomathischen Gesellschaft“ im Jahre 1893 begann die Durchforschung der elsässischen Landesflora einen neuen Aufschwung zu nehmen. Die Ergebnisse sind zum großen Teil in den „Mitteilungen“ der Gesellschaft niedergelegt. Zur Herausgabe einer neuzeitlichen Flora des Elsaß und der Vogesen ist es aber bis jetzt nicht gekommen.

Es war deshalb für den Verfasser eine besondere Freude, als die Reichsstelle für Naturschutz in Berlin ihn mit der Bearbeitung einer Vegetationskunde der Vogesen in der Reihe der vegetationskundlichen Gebietsmonographien betraute. Diese Vegetationskunde wird hiermit vorgelegt, sicherlich zur Freude aller wissenschaftlichen und Liebhaber-Botaniker, nicht zuletzt auch für alle Natur- und Heimatfreunde im Elsaß.

VERLAG VON GUSTAV FISCHER IN JENA

Paläobiologie der Pflanzen

Von

Dr. Karl Mägdefrau

Dozent der Botanik an der Universität Erlangen

Mit 305 Abbildungen im Text

VIII, 396 S. gr.8°

1942

RM 24.—, geb. 26.—

Inhalt: Einleitung: Ziele und Wege der Paläobiologie. / I. Allgemeiner Teil. 1. Die Erhaltungszustände der fossilen Pflanzen. 2. Die Gesteinsbildung durch Pflanzen (Phytolithogenese). 3. Lebensräume der Gegenwart und Vorzeit. 4. Lebensort und Begräbnisort. 5. Fossile Pflanzen und Klima der Vorzeit. 6. Kontinentverschiebungen und Polverlagerungen. / II. Lebensbilder aus der Pflanzenwelt der Vorzeit. 1. Die Unterdevonflora im Wahnachtal bei Bonn. 2. Das Psilophyten-Moor von Rhynie. 3. Die Mitteldevonflora von Elberfeld. 4. Die Oberdevonflora der Bäreninsel. 5. Der rheinisch-westfälische Steinkohlenwald. 6. Die Pflanzengemeinschaften des Rotliegenden im Thüringer Wald. 7. Die Nadelwälder am Strande des mitteldeutschen Kupferschiefer-Meerces. 8. Der Aufbau der thüringischen Zechsteinriffe. 9. Die Pflanzenwelt des deutschen Buntsandsteins. 10. Grünalgenbänke in der alpinen Trias Südtirols. 11. Die thüringischen Lettenkohlenstümpfe. 12. Die Rhät/Lias-Flora Frankens. 13. Die Dünenvegetation des Neokoms von Quedlinburg. 14. Die Walden-Kohlen von Bückeburg. 15. Die Laubwälder zur Oberkreidezeit im nördlichen Harzvorland. 16. Die Braunkohlenwälder des Geiseltales bei Halle. 17. Die Molasseflora von Öhningen. 18. Die interglazialen Travertine von Weimar-Ehringsdorf. 19. Der Federsee und die nacheiszeitliche Waldentwicklung. / III. Die Entwicklung der Pflanzenwelt im Lauf der Erdgeschichte. 1. Geologische Zeitrechnung und Entwicklungsgeschwindigkeit. 2. Die Stammesgeschichte der Pflanzen. 3. Die Vervollkommnung im Pflanzenreich. / Register.

In diesem Buche ist der Versuch gemacht worden, die Pflanzen der Vorzeit in ihrer damaligen Umwelt darzustellen. Um die Lebensbedingungen ausgestorbener Pflanzengemeinschaften zu ergründen, reichen die botanischen Tatsachen allein nicht aus; vielmehr müssen weitgehend auch die Ergebnisse der geologischen Forschung herangezogen werden. Somit war es notwendig, jeweils von räumlich und zeitlich eng umgrenzten Gebieten auszugehen. Deshalb hat der Verfasser im Hauptteil den Stoff im Rahmen einzelner „Lebensbilder“ behandelt. Sie wurden so gewählt, daß die Gesamtentwicklung des Pflanzenreiches in ihren großen Zügen überblickt werden kann. Ausgedehnte Untersuchungen im Gelände und Durchsicht öffentlicher und privater Sammlungen während der letzten 12 Jahre ermöglichten es, die Darstellung weitgehend auf eigene Anschauung aufzubauen.

Der Titel „Paläobiologie“ wurde gewählt, weil die Entwicklung des Pflanzenreiches mit einbezogen wurde und daher das Wort „Ökologie“ zu eng gewesen wäre. Der Stoff bedingte ein Eingehen auf botanische und geologische Fragen in gleicher Weise. Auf beiden Gebieten mußte ein gewisses „Lehrbuchwissen“ vorausgesetzt werden, um zu große Weitschweifigkeit zu vermeiden.

Da nur wenige Leser Gelegenheit haben werden, eine umfassende paläobotanische Sammlung durchzuarbeiten, hat der Verfasser dem Buch möglichst viele Abbildungen beigelegt.

*

VERLAG VON GUSTAV FISCHER IN JENA